

THÈSE

présentée

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

pour obtenir

le diplôme de Docteur du 3^e Cycle en Biologie Animale Appliquée

par

Jean-Luc CHASSÉ

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE QUANTITATIVE DE LA DISPERSION CHEZ *TRIBOLIUM CONFUSUM*

Soutenu le 27 Avril 1965
devant la commission d'examen :

MM. NIGON, Président

CHANEL
LEGAY

} Examineurs

J e a n - L u c C H A S S É

CONTRIBUTION A L'ETUDE QUANTITATIVE DE LA DISPERSION

CHEZ TRIBOLIUM CONFUSUM



LABORATOIRE DE ZOOLOGIE EXPERIMENTALE

FACULTE DES SCIENCES DE LYON

UNIVERSITE DE LYON
FACULTE DES SCIENCES

Doyens honoraires

MM. LONGCHAMBON, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs honoraires

MM. LOCQUIN, de LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA, JAFFARD,
EYRAUD Henri, DEJARDIN, VIRET.

Doyen

M. BRACONNIER

Assesseurs

MM. MESNARD
BOIDIN

Professeurs

MM. LONGCHAMBON
PRETTRE
COURTY
KUHNER
MALECOT
PARIS
AUMERAS
COLONGE
JANIN
FLANDRIN
BERNARD
DUFAY Jean
NIGON
GAUTHIER Henri
WAUTIER
CHOPIN
CUEILLERON
BRACONNIER
EYRAUD Charles
SARAZIN
BOIDIN
PERES
MESNARD
GRANDMONTAGNE
BOUTILLIER
LAFOUCRIERE
DREUX

Minéralogie
Chimie industrielle
Chimie-Physique
Botanique
Mécanique rationnelle et appliquée
Chimie minérale
Chimie générale II
Chimie organique
Physique générale
Géologie appliquée
Physique industrielle
Astronomie
Zoologie expérimentale
Géologie générale
Zoologie
Chimie biologique
Chimie
Calcul différentiel et intégral
Chimie-Physique appliquée
Physique nucléaire
Microbiologie et Mycologie
Physiologie
Electronique
Physique
Minéralogie
Physique nucléaire théorique
Chimie organique

MM. TEICHNER	Chimie industrielle
PAVANS DE CECCATTY	Zoologie
MERLIN	Chimie analytique
DUFAY Maurice	Physique de l'Atmosphère
LUBET	Physiologie
PHILBERT	Physique nucléaire
COHEN-ADAD	Chimie
DAVID Louis	Géologie générale
CHANEL	Psychophysiologie
MAURY	Méthodes Mathématiques de la Physique
DEPRAZ	Physique nucléaire
GAUTHIER Jean	Chimie
GAUME	Physique expérimentale

Professeurs sans chaire

MM. FERON	Mathématiques
LAFORGUE	Physique
LEGAY	Zoologie expérimentale S.P.C.N.
UZAN	Physique S.P.C.N.
CHENEVOY	Géologie appliquée
GINET	Zoologie
ASCH	Physique
MICHEL Pierre	Minéralogie
DUCET	Biologie végétale
Mle MAITROT	Physique
GEVIN	Géologie générale
PONASSE	Mathématiques
d'INCAN	Physique
LEFEBVRE	Mathématiques
PERNET	Mathématiques
CHERY	Physique
BERGEON	Physique C.S.U.
Mle GAUTHERON	Chimie biologique

Maîtres de Conférences

Mme ERICSON	Physique générale
MM. MARTEL	Mécanique
MATHIEU	Mécanique des Fluides
ERBEIA	Physique
DESCOTES	Chimie organique
PICARD Philippe	Mathématiques
LEMOIGNE	Botanique
DEMARCO	Géologie générale
MICHEL Georges	Biochimie
LEBRETON	Biologie végétale
DAVID Jean	Biologie animale
TOUSSET	Chimie propédeutique
FEUVRAIS	Physique Electricité

MM. PICARD Claude
SCHMITT
LAURENT
ROT
BETHOUX
Mle CALAIS
GUSAKOW
Mle THOMAS

Mathématiques
Physique M.P.C.
Chimie organique
Mathématiques
Mathématiques T.M.P.
Mathématiques C.S.U.
Physique
Chimie minérale

Maître de Conférences adjoint

M. PIERRON

Chimie

Conseiller Administratif

M. BURNET

Secrétaire Principal Honoraire

M. ROUX

Monsieur le Professeur NIGON a bien voulu s'intéresser à mes recherches. Qu'il me permette de lui exprimer ici toute ma gratitude.

A Monsieur le Professeur LEGAY qui m'a permis de réaliser ce travail, et Monsieur le Professeur CHANEL qui a accepté de le juger, j'adresse mes vifs remerciements.

Je remercie également Mademoiselle BRANDOLINI, Madame CERI, Madame GUERRIER et Madame SZAFRANEK pour leur collaboration précieuse.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553428_0006

- S O M M A I R E -

	Pages
INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES ET RECHERCHES PRELIMINAIRES SUR LES DEPLACEMENTS DE TRIBOLIUM	
CHAPITRE I - Données bibliographiques	3
CHAPITRE II - Expériences préliminaires.	
A - Dispersion le long d'un axe	6
B - Dispersion dans un plan	10
DEUXIEME PARTIE : ETUDE DE LA SORTIE D'UNE ENCEINTE CIRCULAIRE	
A - Sortie d'un groupe de 30 Tribolium	17
B - Sortie d'un Tribolium, et de groupes de 2, 5 et 10 Tribolium	21
TROISIEME PARTIE : ESSAI DE CONSTRUCTION D'UN MODELE MATHEMATIQUE	
CHAPITRE I -	
Introduction	24
A - Mise en équation	25
B - Solution de l'équation	26
C - Discussion du résultat	27
CHAPITRE II - Discussion du modèle.	
A - Ajustement du modèle à l'expérience	29
B - Validité du modèle	31
C - Discussion du modèle	32

QUATRIEME PARTIE : INTERPRETATION

A - L'exploration	37
B - Analyse de la nouveauté que rencontrent les Tribolium au cours des expériences	40
C - Interprétation de la décroissance de la vitesse de sortie selon les essais suc- cessifs (a, b, c)	42
D - Temps moyen de séjour dans l'enceinte (TMS) ...	44
E - Discussion	45
CONCLUSION	47
TABLEAUX ET GRAPHIQUES	49
BIBLIOGRAPHIE	70

Les tableaux et graphiques, dont l'examen n'était pas indispensable pour la compréhension du texte, ont été rejetés en fin d'ouvrage.

I N T R O D U C T I O N

L'intérêt de l'étude de la dispersion des populations est qu'elle peut permettre de comprendre certaines relations entre des individus et leur milieu. De plus cette étude est liée aux problèmes d'échantillonnage et de migration. La prise de conscience de cet intérêt explique les recherches qui se développent actuellement, à ce sujet, sur les populations humaines.

Les modalités d'étude varient selon les types d'animaux. On peut en effet, comme le propose ANDREWARTHA (1961), distinguer la dispersion :

- par entraînement dans un courant d'air ou d'eau.
- par la nage.
- par la marche.
- par le vol.
- par la fixation à un objet mobile ou à un autre animal.

De plus, pour un même type d'animal les modalités varieront selon l'objectif que l'on se propose. On peut s'intéresser à divers aspects de la dispersion : l'aspect qualitatif ou quantitatif, statique ou dynamique, éthologique ou écologique... Enfin interviendra également, comme source de diversification, l'imagination de l'auteur.

Cependant, quoique les modalités varient, le principe d'étude reste le même chez la majorité des auteurs. Il consiste à effectuer un recensement et une localisation des individus d'une population, avec ou non lâcher préalable. Ce processus d'étude présente, à notre avis, le défaut d'être trop descriptif, de ne s'intéresser qu'à un aspect statique du phénomène. Il s'agit d'une "photographie" de la population à l'instant t , et tout ce qui précède ce cliché, ou lui succède, échappe généralement à l'ex-

périmentateur. La seconde critique est que les "photographies" ainsi obtenues sont "floues" du fait de la difficulté de déterminer un indice de dispersion capable de "définir" l'image obtenue. Cette difficulté provient de l'imperfection des modèles mathématiques, explicitement ou implicitement utilisés.

Nous avons donc cherché à reprendre l'étude de la dispersion et essayé, pour l'aborder, de nous placer dans les conditions les plus favorables. Face à un problème complexe notre critère a été la simplicité :

1°) - Etude au laboratoire d'une population expérimentale.

2°) - Analyse de cette population placée dans une situation simple, mais susceptible de complications :

- milieu homogène
- dispersion dans un espace à deux dimensions.

Si l'analyse d'une telle situation était possible, nous nous réservions la faculté de compliquer progressivement la situation, afin d'essayer de généraliser les résultats obtenus.

Le matériel choisi a été Tribolium confusum (Duv.), en partie pour sa taille, sa facilité d'élevage, mais aussi pour son habitat. La farine pourrait en effet constituer le milieu homogène nécessaire aux premières études de la dispersion dans un espace à trois dimensions.

L'expérience nous a montré que cette simplicité n'était qu'apparente, puisque l'étude qui suit concerne uniquement les bases que nous avons données à notre travail.

PREMIERE PARTIE

DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES
ET RECHERCHES PRELIMINAIRES
SUR LES DEPLACEMENTS DE TRIBOLIUM

Afin d'établir un schéma expérimental pour notre étude, nous avons cherché à obtenir quelques renseignements sur notre matériel (Tribolium), soit dans la littérature, soit par des expériences préliminaires.

CHAPITRE I

DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

Les principaux travaux concernant la dispersion de Tribolium sont ceux de SURTEES (1962, 1963), NEYMAN, PARK et E.L. SCOTT (1956) et NAYLOR (1959, 1961).

SURTEES s'est intéressé à la dispersion en profondeur dans la farine, chez T. castaneum, et notamment au pourcentage d'insectes présents à la surface. Ce pourcentage varie linéairement avec la densité de population. De plus, lorsqu'on enlève les insectes présents à la surface, leur place est prise par d'autres insectes, proportionnellement à la nouvelle

densité. Cette observation fait songer aux études de VOLTERRA (1931) sur les perturbations des moyennes en cas de coexistence de deux espèces. Bien que les situations soient différentes, on constate dans les deux cas, lorsqu'une moyenne est perturbée, une réponse constante et précise de la population. Malheureusement SURTEES n'envisage aucune exploitation quantitative et mathématique de ses résultats.

HEYMAN, PARK et E.L. SCOTT étudièrent la dispersion, à long terme, d'un groupe de T. confusum dans une boîte cubique contenant de la farine. Ces auteurs constatèrent que les plus fortes densités étaient observées dans les coins et qu'il y avait croissance de la densité du centre vers les parois, ce phénomène se produisant avec une intensité différente selon le sexe. Ces auteurs procédèrent également à une expérience très intéressante qui consistait à marquer un couple de Tribolium par un petit fragment de plomb et à prendre des photographies aux rayons X, en fonction du temps. Cette expérience permit de rejeter certains types de modèles mathématiques concernant la dispersion chez Tribolium.

NAYLOR expérimenta sur T. confusum et T. castaneum. Son appareillage était constitué par un plateau circulaire recouvert de papier et comportant, à la périphérie, des godets contenant de la farine. Les insectes, lâchés au centre du plateau, étaient, après un certain temps, recensés dans chaque godet. NAYLOR établit en particulier le résultat suivant :

- la dispersion dans le plan dépend de la densité de population.
 "Il semble y avoir une réponse à la pression de population dans le sens
 "d'une tendance au groupement à de faibles densités, donnant naissance gra-
 "duellement à une distribution uniforme à de fortes densités."

Ce bref examen de quelques études de dispersion nous permet d'illustrer ce que nous avons dit en introduction sur la diversité des processus expérimentaux, et sur l'aspect statique de l'étude. Cette diversité des modèles matériels introduit une difficulté dans la comparaison des résultats établis à partir des différents schémas. A cette difficulté s'ajoute le fait que les modèles mathématiques utilisés pour exprimer le phénomène de dispersion sont également différents.

En effet, toute étude de dispersion nécessite un support mathématique. Celui-ci est plus ou moins élaboré, variant du simple "index" mathé-

matique - constituant une mesure à un temps donné de la dispersion -, au modèle mathématique rendant compte du phénomène en fonction du temps. Dans les expériences que nous venons de citer, aucun modèle mathématique de la dispersion n'a été donné, bien que la tentative ait été faite par NEYMAN, PARK et E.L. SCOTT, mais ces auteurs se sont heurtés à la complexité des modèles qu'ils voulaient adapter au comportement de Tribolium. Les travaux de NAYLOR nous fournissent un exemple d'"index de dispersion" sur lequel il fonde la distinction entre groupement, répartition au hasard et répartition uniforme. NAYLOR compte les Tribolium présents dans chacun des godets (situés à la périphérie du plateau circulaire utilisé), à un instant donné, et fait l'hypothèse que les résultats de ce comptage doivent être distribués en loi de POISSON. L'index de dispersion :

$$I D = (N - 1) \frac{s^2}{\bar{x}}$$

N = nombre de godets

$\bar{x}$ = nombre moyen de Tribolium par godet

s^2 = variance

permet de tester cette hypothèse. Si les résultats sont effectivement distribués en loi de POISSON : $I D = N - 1$. Le sens de l'écart à cette valeur permet de "conclure" à une répartition uniforme ou au groupement.

Nous pourrions exposer d'autres indices de dispersion comme le test "variance" / moyenne, le paramètre "k" de la loi binomiale négative, les tests fondés sur des mesures de distances entre individus ; nous verrions qu'ils reposent tous sur le même principe. Ce principe consiste à faire une hypothèse préalable quant à la distribution de la population, et à tester l'écart à cette hypothèse. De tels indices sont donc faciles à établir mais présentent en contrepartie des inconvénients. Tout d'abord leur établissement est lié au modèle matériel ; d'autre part, suivant le nombre d'insectes utilisés, l'indice sera valable ou non. Il apparaît donc que l'indice (modèle mathématique) est trop lié au modèle matériel et, par là même, perd l'intérêt qu'il aurait s'il était détaché du modèle matériel. En effet, si cela était, l'indice permettrait de comparer les dispersions de deux populations placées dans une situation différente. Faute de cela, la comparaison ne pourra s'effectuer qu'à un niveau qualitatif.

Conclusion -

Les modèles matériels décrits dans la littérature conduisent à une étude de la dispersion sous une vue trop statique du phénomène. D'autre part, les indices de dispersion utilisés ne permettent pas la comparaison de la dispersion de deux populations étudiées par des auteurs différents. De plus, chez un même auteur, la validité de l'indice sera fonction du nombre d'insectes utilisés. Ces modèles matériels et mathématiques ne nous convenant pas, un certain nombre d'expériences préliminaires étaient nécessaires pour dégager un schéma expérimental de base.

CHAPITRE II

EXPERIENCES PRELIMINAIRES

Nous avons donc cherché, pour les raisons exposées ci-dessus, à obtenir un certain nombre de données sur la dispersion de Tribolium, afin de parvenir à un schéma matériel ayant dès le départ un point d'appui expérimental.

Nous avons pensé, tout d'abord, à étudier la dispersion sous une forme géométriquement simple, c'est-à-dire dans une seule direction.

A - DISPERSION LE LONG D'UN AXE

1) Matériel -

Les Tribolium confusum proviennent d'un élevage effectué au laboratoire (farine ; 25° C ; HR : 70%). Les insectes utilisés sont âgés de 40

à 60 jours. NAYLOR ayant mis l'accent sur des modalités différentes de comportement selon les deux sexes, nous les avons séparés pour notre étude. Le sexage est effectué selon la méthode de HOPE (1953) et suivi d'un repos de 24 h, dans la farine, avant toute expérience.

2) T e c h n i q u e -

Chaque Tribolium est introduit dans un tube de verre ($\emptyset$ intérieur 3 mm ; longueur 350 mm) placé en position horizontale. Le temps $t = 0$ est compté lorsque l'insecte franchit un repère situé à 25 mm de l'extrémité par laquelle il a été introduit. A $t = 30$ s on lit, au passage, sur une règle graduée placée le long du tube de verre, la distance parcourue dans le tube (L'erreur de lecture est de l'ordre du millimètre).

Les expériences ont eu lieu à diverses températures ($18,8^{\circ}\text{C}$; $20,9^{\circ}\text{C}$; $23,1^{\circ}\text{C}$; $24,7^{\circ}\text{C}$) et à la lumière du jour. Pour chaque Tribolium on effectue 5 répétitions. Entre chaque répétition les insectes sont placés dans des boîtes individuelles contenant de la farine, pour un repos d'au moins 6 h. D'autre part, entre chaque répétition, les tubes de verre sont lavés à l'alcool à 95° pour éviter tout marquage chimique. On sait en effet que Tribolium secrète des éthyl et méthyl hydroquinones auxquelles il peut être sensible (ROTH, 1943).

3) R é s u l t a t s -

Les résultats sont groupés dans le tableau I et représentent, pour les diverses températures, la moyenne des cinq essais effectués sur chaque insecte.

a) Distribution des distances parcourues.

Pour chaque température, après avoir groupé les données relatives aux cinq répétitions en classes de largeur 50 mm, nous avons tracé le polygone de fréquence des distances parcourues (graphique 1). L'examen de ces graphiques montre que ces distances sont distribuées pour chaque sexe, chaque température, et pour l'ensemble des échantillons, selon des courbes unimodales.

b) Influences de la température, du sexe.

Les données moyennes sont les suivantes :

	18,8° C	20,9° C	23,1° C	24,7° C
♂	110,131	148,217	191,142	183,000
♀	107,000	164,416	216,035	247,473

Tableau 2 - Dispersion le long d'un axe. Distances moyennes parcourues, selon le sexe et la température (exprimées en mm).

L'analyse de variance avec deux facteurs contrôlés (sexe et température) et interaction (sexe x température) permet de conclure, avec un risque d'erreur inférieur à 1% :

- qu'il existe une variation de la distance parcourue selon la température.
- qu'il existe une différence entre la distance parcourue par les ♂ et les ♀.
- qu'il y a une interaction sexe x température, c'est-à-dire que les effets du sexe et de la température ne sont pas purement additifs.

Source de la variation	Degrés de liberté	Somme des carrés	Variance	F	F au seuil 1%
Température	3	263 790,654	87 930,218	33,88	3,78
Sexe	1	83 504,801	83 504,801	32,18	6,64
Interaction	3	44 942,081	14 980,693	5,77	3,78
Résiduelle	172	446 309,943	2 594,825		
Totale	179	838 547,479			

Tableau 3 - Dispersion le long d'un axe. Tableau d'analyse de la variance des distances parcourues.

4) - Discussion -

La transformation des données concernant les polygones de fréquence en unités "probit" non pondérées permet d'assimiler grossièrement les distributions unimodales obtenues à des distributions gaussiennes (graphique 2). Ce qui pourrait signifier que la distance parcourue par un Tribolium dépend d'un grand nombre de facteurs, indépendants les uns des autres.

Le fait que la distance parcourue augmente avec la température (dans le spectre des températures étudiées) n'est pas surprenant chez un poïkilotherme.

La différence entre les ♂ et les ♀ est plus difficile à interpréter. Elle peut être due à :

- un métabolisme plus élevé des ♀ .

- une plus grande sensibilité des ♀ à la température. En effet, l'examen des données nous montre qu'à 24,7° C la différence de marche entre les ♂ et les ♀ est significative (247,473 mm pour les ♀ ; 183,000 mm pour les ♂), alors qu'à 18,8° C cette différence n'est pas significative et est même de sens opposé (107,000 mm pour les ♀ ; 110,131 mm pour les ♂). On observe donc, selon la température, une inversion des réactions, qui se traduit par l'existence (dans l'analyse de la variance) d'une interaction (sexe x température).

Conclusion -

Nous avons obtenu quelques renseignements sur les distances parcourues par Tribolium en fonction de la température, du sexe et sur la distribution de ces distances. Au cours de ces expériences les insectes étaient soumis à une contrainte (déplacement le long d'un axe) dont il est difficile d'apprécier l'importance et les effets. Pour tenter de le faire, nous avons décidé de supprimer cette contrainte en observant le comportement d'un Tribolium dans le plan.

B - DISPERSION DANS UN PLAN

1) - Technique -

Les premiers essais dans cette voie ont montré un phototropisme négatif très prononcé, chez Tribolium confusum, qui interdisait l'étude à la lumière du jour, même tamisée. Les expériences ont donc eu lieu à la chambre noire, sous une lumière rouge diffuse (lampe 40 watts, écran KODAK n° 2, distance 1 m). Le support de la marche est constitué par une feuille de papier (49 x 64 cm) posée sur un plan horizontal. Les conditions climatiques ont été les suivantes : température $21^{\circ} \text{C} \pm 0,5$; humidité relative 63 à 66 %. L'expérience consiste à déposer un Tribolium au centre de la feuille de papier (temps 0) et à suivre le chemin qu'il parcourt pendant 30 s. Pour cela, on note sur la feuille même, les points où l'insecte change de direction. On relie ensuite ces points entre eux et on obtient ainsi une image du chemin parcouru par l'insecte.

2) - Examen de quelques cas -

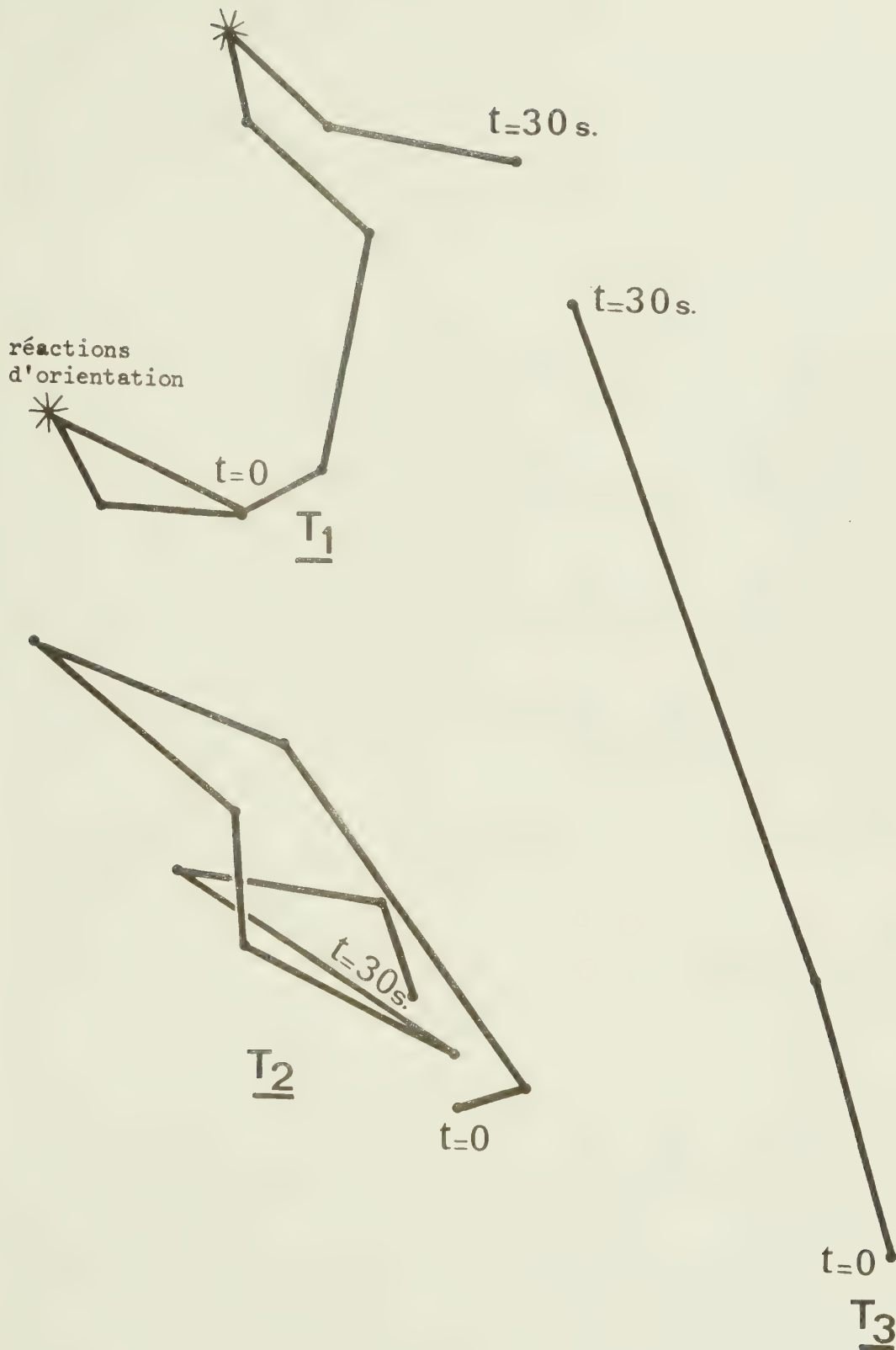
Nous avons extrait de cette étude trois images représentatives à des degrés divers de l'ensemble des images obtenues (graphique 3).

Image T₁ -

Elle représente, à peu près, la distance moyenne parcourue par un Tribolium pendant 30 s. On voit en outre que l'insecte a manifesté des réactions d'orientation, se traduisant par un arrêt et un mouvement des antennes, avant de changer de direction. Dans l'ensemble, ces réactions ont été peu fréquentes.

Image T₂ -

Elle illustre assez bien la différence qui existe entre la distance réellement parcourue en 30 s et la distance séparant le point $t = 0$ du point $t = 30$ s. Dans le cas présent, la distance réellement parcourue est de 310 mm (distance nettement supérieure à la distance moyenne : 188 mm), alors que la distance séparant les points $t = 0$ et $t = 30$ s n'est que de 19 mm (distance nettement inférieure à la distance moyenne séparant ces



GRAPHIQUE 3.- Dispersion dans un plan.

Chemins tracés en 30 s. par 3 *Tribolium* (T_1, T_2, T_3).

deux points : 129 mm).

Image T₃ -

Une telle image est rarement observée ; le Tribolium qui l'a dessinée a effectué son parcours sans aucun changement de direction. La distance parcourue (158 mm) est inférieure à la moyenne.

3) - Résultats généraux -

Utilisant la technique précitée, nous avons obtenu un certain nombre d'images des chemins parcourus par un lot de Tribolium. Sur ces images, nous avons mesuré :

- la distance parcourue par chaque Tribolium.
- la distance séparant le point de départ ($t = 0$) du point d'arrivée ($t = 30$ s).
- le nombre de changements de direction. Ne sont comptées comme changements de direction que les déviations supérieures à un angle de 30° .

Les résultats sont groupés dans le tableau 4, et les valeurs moyennes sont les suivantes (Tableau 5) :

	Distance parcourue D	Distance entre les points $t=0$ et $t=30$ s d	Nombre de changements de direction
♂	188,125 mm	129,156 mm	3,69
♀	239,875 mm	145,468 mm	4,37
♂ ♀	214,000 mm	137,312 mm	4,03

Tableau 5 - Dispersion dans un plan. Distances moyennes parcourues et nombre moyen de changements de direction, selon le sexe.

Nous avons également, après avoir groupé les données en classes de largeur 50 mm, tracé le polygone de fréquence des distances parcourues (graphique 4). Nous observons une distribution bimodale des distances réellement parcourues, avec un maximum pour la classe 150 - 200 mm et l'autre pour la classe 250 - 300 mm ; ce résultat est observé chez les deux sexes.

La distribution des distances entre les points $t = 0$ et $t = 30$ s est également bimodale, mais cette fois le premier maximum est pour la classe 50-100 mm chez les ♂, et pour la classe 100-150 mm chez les ♀.

4) - Discussion -

a) Influence du sexe.

La comparaison, à l'aide du test "t", des distances moyennes parcourues par les ♂ et les ♀, permet de conclure à une différence significative, avec un risque d'erreur inférieur à 1% ($t = 2,750$; $\alpha = 0,01$; $t = 2,660$ pour 62 degrés de liberté). Or à 20°C, c'est-à-dire à une température très proche de celle de notre expérience dans le plan, les distances moyennes parcourues le long l'un axe n'étaient pas significativement différentes (148,21 mm pour les ♂ ; 164,41 mm pour les ♀), bien que la différence allât dans le même sens. On peut penser que le papier, étant un support plus favorable à la marche des insectes que le verre, a accentué cette différence et permis de la mettre en évidence statistiquement. Il se pourrait aussi que le fait d'avoir libéré les Tribolium d'une contrainte soit la cause de cette différence. Mais si nous formons les différents rapports entre les distances parcourues dans le plan (D) et le long d'un axe (L), nous voyons qu'il n'y a pas de différence fondamentale (pour les distances parcourues) entre les deux schémas.

$$\text{Plan } \frac{D_{\text{♀}}}{D_{\text{♂}}} = 1,275$$

$$\text{Axe } \frac{L_{\text{♀}}}{L_{\text{♂}}} = 1,109$$

$$\text{♀ } \frac{D}{L} = 1,459$$

$$\text{♂ } \frac{D}{L} = 1,281$$

Si maintenant nous comparons les distances moyennes entre point de départ et point où se trouve l'insecte au temps $t = 30$ s(d), la différence entre les sexes n'est plus significative ($t < 1$). Cette constatation est très intéressante. En effet, quelle que soit l'importance ou la signification d'une différence entre les distances parcourues par les ♂ et les ♀, c'est l'étude dynamique de la dispersion qui a permis de la mettre en évidence. Si nous avions seulement noté la position de chaque insecte aux instants $t = 0$ et $t = 30$ s, cette information nous aurait échappé.

Remarque - Nous venons de voir que, pour un même schéma matériel, nous pouvions définir deux indices de dispersion, selon que l'on considère D ou I. Ces indices n'ont pas la même signification :

d a surtout un sens écologique, car c'est en grande partie cette distance que l'on considèrera dans la nature. On s'intéresse alors au but atteint. Ce but peut être atteint de différentes manières, soit sous l'influence d'un tropisme par exemple, soit par une marche au hasard.

C'est alors D, qui a essentiellement une signification éthologique, qui nous renseignera sur le comportement mis en jeu pour atteindre ce but.

On pourrait envisager une troisième distance (D') qui serait la distance séparant le point de départ du point le plus éloigné qui ait été atteint. Une telle distance serait importante à connaître, pour étudier la dispersion des pontes par exemple.

b) Changements de direction.

Estimée sur l'ensemble de l'échantillon (♂ et ♀), la distance moyenne parcourue par un insecte entre deux changements de direction est de 41,25 mm.

Cette simple donnée nous permet de rejeter le modèle mathématique de distribution d'un groupe de Tribolium dans une enceinte, établi par COX et SMITH (1957). Ce modèle est en effet fondé - du moins dans sa première formulation - sur l'hypothèse d'une marche rectiligne de Tribolium. Même en choisissant une enceinte de diamètre 41 mm, ce modèle ne pourrait convenir, comme nous le montrent les courbes de distribution des distances parcourues entre deux changements de direction (graphique 5).

c) Distribution des distances parcourues.

Le polygone de fréquence des distances parcourues en 30 s (graphique 4) est différent de celui obtenu lors de l'étude de la dispersion le long d'un axe, puisqu'on observe cette fois une distribution bimodale. Pour l'étude dans le plan, les conditions expérimentales ont été modifiées en trois points :

- changement du support de la marche.
- modification de l'éclairement.
- élimination d'une contrainte.

La première modification a sans doute agi en déplaçant la moyenne des distances parcourues (support mieux adapté). Il est peu probable que la modification de l'éclairement ait eu des conséquences importantes. On peut donc raisonnablement supposer que c'est le fait d'avoir libéré les insectes d'une contrainte qui a conduit à une modification de la distribution des distances.

L'interprétation d'une telle distribution bimodale apparaît délicate. Elle indique une hétérogénéité dans la population dont la nature n'est pas évidente. Citant les expériences de DOBZHANSKY sur la Drosophile - où une telle distribution bimodale des distances parcourues apparaissait -, ANDREWARTHA remarque que ce fait est "caractéristique de beaucoup d'espèces" car il a été observé chez la plupart de celles qui ont été étudiées à ce "point de vue".

Cette hétérogénéité est peut-être d'origine génétique : il sera intéressant d'expérimenter dans ce sens.

C o n c l u s i o n -

L'étude de la dispersion dans le plan nous a apporté de nouveaux renseignements sur notre matériel. Elle a de plus confirmé l'intérêt d'une étude dynamique. Cependant nous rencontrons des difficultés dans ces expériences. Nous intéressant aux distances parcourues, nous pouvons considérer deux distances, dont l'importance relative au point de vue de la dispersion est difficile à établir, sur un plan théorique. D'autre part, en ne considérant que les distances, nous perdons une information : la position géographique de l'insecte. On pourrait toutefois la repérer grâce à un système de coordonnées polaires. Cependant demeurerait la difficulté principale, qui est la suivante. Nous avons dit que l'étude de la dispersion le long d'un axe présentait une contrainte pour l'insecte ; dans le plan, au contraire, ses possibilités de déplacement sont telles que nous ne pouvons dominer, pour l'instant, le phénomène étudié. Nous ne sommes pas maîtres de notre schéma expérimental, par suite de son manque de structuration. Nous avons donc voulu structurer le plan. Une des idées les plus simples était de placer sur ce plan une enceinte munie d'une porte. Ainsi nous aurions :

- d'une part, les insectes dans l'enceinte.
- d'autre part, les insectes hors de l'enceinte.

c'est-à-dire deux cas possibles seulement.

Cette structure étant établie, restait à définir le phénomène à étudier. Nous avons décidé d'observer un phénomène simple tout d'abord : la sortie de l'enceinte, sans nous préoccuper du trajet ultérieur.

En outre, cette structuration de l'espace, et la simplicité apparente du phénomène à observer, nous permettaient l'étude d'un groupe de Tribolium, et non plus d'un individu. C'est cette étude que nous allons aborder maintenant.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DE LA SORTIE

D ' UNE ENCEINTE CIRCULAIRE

Le premier problème fut celui du choix de la forme et des dimensions de l'enceinte. Des recherches préliminaires nous ont conduit à éliminer les enceintes carrées ou polygonales, dans lesquelles la présence d'angles provoquait des agrégations d'insectes. Nous avons donc choisi une enceinte circulaire. Il fallait que sa taille soit " aux dimensions " de Tribolium. Une enceinte trop petite ne permettait que l'étude sur de petits groupes ; une enceinte trop grande risquait de nuire à l'étude dynamique si la probabilité de trouver la porte devenait faible. Nous avons donc choisi une enceinte qui nous semblait de taille raisonnable, et avons opéré sur des groupes de 30 Tribolium, l'utilisation de groupes plus importants conduisant à des erreurs de comptage.

A - SORTIE D'UN GROUPE DE 30 TRIBOLIUM

1) - T e c h n i q u e -

L'aire de l'enceinte est 93 cm^2 (diamètre = 10,9 cm) et la largeur de la porte 4 cm. Cette enceinte est constituée par un cylindre en polystyrène (hauteur 2 cm, épaisseur 0,2 cm). Ses parois sont lisses afin que

les Tribolium ne puissent y grimper. Ce cylindre est posé sur une feuille de papier, qui constitue le support de la marche des insectes. Elle est changée entre chaque expérience, pour éviter tout marquage chimique.

Les expériences ont eu lieu à la chambre noire, dans les mêmes conditions d'éclairement que précédemment (lumière rouge diffuse). Les conditions climatiques ont été les suivantes : température 23,0° C à 24,3° C - humidité relative 74 à 83%. Enfin, nous avons séparé les sexes pour effectuer notre étude.

2) - P r o c e s s u s e x p é r i m e n t a l -

L'enceinte est fermée par une porte amovible et les Tribolium - après sexage, comptage et repos de 24 heures après manipulation - sont introduits dans l'enceinte où ils demeurent 2 mn avant l'ouverture de la porte - ceci afin d'éviter une réaction de fuite.

L'ouverture de la porte est comptée comme temps zéro ; on note ensuite le moment où chaque insecte sort de l'enceinte et on recueille les insectes sortis. La sortie n'est comptée que si le franchissement de la porte est net. Le comptage se poursuit pendant 30 mn. Immédiatement après cette expérience (exp. a) les mêmes insectes sont introduits dans l'enceinte et le même phénomène est mesuré (exp. b) ; un troisième essai (exp. c) est réalisé dans les mêmes conditions.

3) - R é s u l t a t s -

Ces expériences nous ont permis d'effectuer un certain nombre de constatations. Des résultats groupés dans les tableaux 6 et 7 extrayons la moyenne des comptages effectués chez les ♂ (Tableau 8).

De ce tableau se dégagent plusieurs faits :

- les insectes sortent de l'enceinte.
- le temps au bout duquel tous les insectes sont sortis de l'enceinte est de l'ordre de 30 mn, pour un premier essai.
- cette sortie n'est pas uniforme dans le temps. Dans les premières minutes de l'expérience, on assiste à un véritable "vidage" de l'enceinte. En effet, pour l'essai a, la moitié du lot d'insectes sort en 2 mn (3 mn chez les ♀).

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte

t en mn

	Essai a	Essai b	Essai c
0	30,00	30,00	30,00
2	14,75	25,33	27,00
4	9,62	21,50	24,00
6	6,25	18,50	22,20
8	5,25	15,50	19,80
10	4,12	13,33	19,00
12	2,62	12,00	18,40
14	1,87	11,16	17,80
16	1,25	10,16	17,00
18	1,00	10,00	16,40
20	1,00	9,66	16,20
22	0,62	9,00	15,80
24	0,50	8,83	14,00
26	0,37	8,83	13,80
28	0,37	8,50	13,40
30	0,37	8,33	13,40

Tableau 8 - Sortie d'un groupe de 30 Tribolium ♂. Nombre moyen de Tribolium présents dans l'enceinte en fonction du temps et selon les essais successifs.

- si on introduit à nouveau les insectes dans l'enceinte immédiatement après le premier essai, ils sortent moins vite. La moitié du lot d'insectes sort en 8 mn et, au temps $t = 30$ mn, il reste en moyenne 8 insectes dans l'enceinte.
- si on effectue un troisième essai dans les mêmes conditions, les insectes sortent encore moins vite. Ce n'est qu'au bout de 23 mn que l'enceinte est à demi-vidée, et au temps $t = 30$ mn il reste en moyenne 13 insectes dans l'enceinte.

Résumons ces faits dans le tableau suivant (Tableau 9) :

	Temps de demi-vidage de l'enceinte	Nombre d'insectes dans l'enceinte à t=30 mn
♂	essai a 2 mn	0
	essai b 8 mn	8
	essai c 23 mn	13
♀	essai a 3 mn	1
	essai b 8 mn	7
	essai c 22 mn	14

Tableau 9 - Sortie d'un groupe de 30 Tribolium. Temps moyen de demi-vidage de l'enceinte et nombre moyen d'insectes présents dans l'enceinte à t = 30 mn, selon le sexe et les essais successifs.

Les faits sont donc semblables pour les deux sexes.

Représentation graphique : nous avons traduit les résultats par un graphique représentant le nombre moyen de Tribolium présents dans l'enceinte en fonction du temps, selon les essais successifs et selon le sexe. Les courbes ainsi obtenues sont d'allure exponentielle et ne diffèrent pas selon le sexe (graphique 6).

4) - Discussion -

Les résultats nous montrent que la sortie est rapide au cours des premières minutes de l'expérience, c'est-à-dire quand la densité de population dans l'enceinte est la plus forte. Ce phénomène avait été observé au cours des essais préliminaires portant sur un grand nombre de Tribolium (100 Tribolium dans l'enceinte). On observait alors, au cours des premières minutes, une véritable fuite hors de l'enceinte.

D'autre part, après un temps plus ou moins long, les insectes finissent toujours par sortir de l'enceinte. De même, si on place un seul Tribolium dans l'enceinte, il est actif, effectue un certain trajet et finalement sort de l'enceinte.

Ces deux séries de faits nous ont conduit à penser que la sortie était liée à deux facteurs principaux :

- l'exploration.
- la pression de population.

L'exploration est mise en évidence par les essais effectués sur un Tribolium dans l'enceinte ; la pression de population est révélée par les expériences portant sur un grand nombre d'insectes.

Selon cette hypothèse, la rapidité de sortie au cours des premières minutes serait due à l'influence de la pression de population en particulier ; la diminution de la vitesse de sortie au cours des essais successifs serait due à une diminution de l'exploration ou de l'influence de la pression de population. Nous développerons plus loin cette interprétation.

C o n c l u s i o n -

Cette expérience nous a permis de mettre en évidence certains faits intéressants, et de dégager de ces faits des hypothèses explicatives. Notre schéma expérimental s'étant révélé fructueux, nous avons naturellement pensé à l'utiliser pour étudier la sortie de groupes de Tribolium de taille différente. Nous avons donc expérimenté sur des lots de 1, 2, 5 et 10 Tribolium.

B - SORTIE D'UN TRIBOLIUM, ET DE GROUPES DE 2, 5 ET 10 TRIBOLIUM

1) - R é s u l t a t s -

a) 10 Tribolium

Les résultats (Tableau 10) sont semblables en plusieurs points à ceux obtenus sur des groupes de 30 Tribolium. Nous observons en effet :

- une sortie rapide de l'enceinte dans les premières minutes : en moyenne 5 insectes sur 10 sortent au cours des deux premières minutes.

- après un certain temps, tous les insectes sont sortis de l'enceinte. Notons que ce temps est en moyenne le même que pour les groupes de 30 Tribolium.

- la courbe de sortie est d'allure exponentielle (graphique 7).

b) 5 Tribolium (Tableau 11)

Nous observons encore :

- une sortie rapide dans les premiers instants : 3 Tribolium sur 5 sortent au cours de la première minute d'expérience.

- tous les insectes sortent de l'enceinte, après un temps relativement bref puisqu'au bout de 5 mn on peut considérer que l'enceinte est vide (le nombre moyen de Tribolium dans l'enceinte à ce temps est 0,16).

- la courbe de sortie est d'allure exponentielle (graphique 8).

c) 2 Tribolium (Tableau 12)

Il devient difficile de considérer les résultats sous le même angle que précédemment. On peut toutefois noter que le temps auquel les 2 Tribolium sont sortis de l'enceinte est toujours inférieur à 8 mn. De plus, le temps moyen de sortie du premier insecte est : 37,20 s ; celui du deuxième insecte : 132 s.

d) 1 Tribolium (Tableau 13)

- Le temps auquel le Tribolium sort de l'enceinte est très variable : de 5 s à 530 s chez les ♂ ; de 2 s à 484 s chez les ♀ .

- Les temps moyens de sortie sont les suivants : 120,38 s chez les ♂ ; 120,45 s chez les ♀ .

Ces estimations portent sur un ensemble de 120 essais.

2) - D i s c u s s i o n -

Les résultats obtenus pour des groupes de 5 et 10 Tribolium confirment les observations effectuées sur les groupes de 30 Tribolium. Dans les trois séries d'expériences, on observe :

- une sortie non homogène dans le temps.

- un vidage de l'enceinte après un temps plus ou moins long.

Ce temps est à peu près le même pour les groupes de 10 et 30 Tribolium; il est plus faible pour les groupes de 2 et 5 et pour un Tribolium. Ceci signifie que, suivant qu'il appartient à tel ou tel groupe, un Tribolium sortira, en moyenne, plus ou moins rapidement de l'enceinte. Il revient au même de dire que le temps moyen de séjour dans l'enceinte (T.M.S.) d'un Tribolium varie suivant son appartenance à un groupe plus ou moins important. A partir de nos données, nous avons déterminé ce temps pour les Tribolium (Tableau 14).

Groupe	1 <u>Tribolium</u>	2	5	10	30
T.M.S.	121	83,2	76,5	112,5	233

Tableau 14 - Temps moyen de séjour dans l'enceinte, exprimé en secondes, pour les Tribolium, selon le nombre de Tribolium présents dans l'enceinte à $t = 0$.

L'interprétation de ce résultat sera abordée ultérieurement, mais remarquons dès à présent la diminution, puis l'augmentation, du T.M.S. en fonction de la taille du groupe.

C o n c l u s i o n -

Le schéma expérimental auquel nous sommes arrivés après les recherches préliminaires s'est révélé satisfaisant, en ce sens qu'il nous a permis d'observer, et même de quantifier, un certain nombre de faits. Nous avons pu étudier sous son aspect dynamique une partie de la dispersion : les réactions d'échappement à partir d'un lieu donné.

Pour l'instant, nous avons simplement suggéré une hypothèse susceptible d'expliquer les faits. Dans l'optique de notre travail, nous devons maintenant chercher à exprimer le phénomène étudié, non plus par un graphique, mais par une équation mathématique. Si cette démarche est possible, nous serons alors en possession des faits et d'une théorie rendant compte de ces faits. Nous serons alors mieux armés pour tenter l'interprétation de ce que nous avons observé.

C'est donc cette recherche d'un modèle mathématique que nous allons développer maintenant.

T R O I S I E M E P A R T I E

E S S A I D E C O N S T R U C T I O N
D ' U N M O D E L E M A T H E M A T I Q U E

C H A P I T R E I

"Les modèles mathématiques
"constituent un langage" WATT

I N T R O D U C T I O N

C'est peut-être la meilleure définition qu'on puisse donner des modèles mathématiques. Ce langage qu'ils constituent est employé depuis longtemps en Physique, par exemple, mais commence seulement à devenir courant en Biologie. Comme dans tout langage, on peut s'exprimer en phrases simples : c'est ce qu'on fait en adaptant aux données expérimentales un polynome du premier degré, par régression. L'équation mathématique utilisée dans ce cas est si simple qu'on hésite à la qualifier de modèle, et pourtant c'en est un.

Les premières études en Ecologie ont concerné des modèles de naissance, de mort, de compétition et d'attaque. Ce sont les travaux de VERHULST, LOTKA, VOLTERRA, PEARL, KOSTIZIN, NICHOLSON et BAILEY, THOMPSON. Tous ces auteurs étaient des mathématiciens et les bases de leurs théories

furent établies à priori, sans relations avec les faits expérimentaux. Ceci explique que certains modèles rendaient imparfaitement compte de la réalité, du fait de l'incorrection de certaines hypothèses biologiques. Ceci explique aussi pourquoi le langage des modèles ne soit pas plus répandu en Biologie : le manque d'information biologique des mathématiciens s'ajoute au manque de bases mathématiques des biologistes. Actuellement ce langage tend à être parlé par davantage de chercheurs, qui ont compris son utilité. Quelle est-elle ?

Le constructeur du modèle, devant une situation quelconque, émet des hypothèses. Puis, grâce à une technique mathématique appropriée, il transforme ses hypothèses en des expressions différentes de l'expression initiale, qui lui permettront de déduire un certain nombre de conclusions qui n'étaient pas évidentes à partir de la première formulation des hypothèses.

Nous avons tenté d'utiliser ce langage pour exprimer les résultats concernant la vitesse de sortie d'une enceinte, d'un groupe de Tribolium. Dans le but de construire un modèle le plus fécond possible, nous avons voulu le fonder sur des hypothèses biologiques.

A - MISE EN EQUATION

Les résultats des expériences portant sur la sortie d'une enceinte nous ont montré que la courbe de sortie était d'allure exponentielle. Des observations complémentaires nous ont conduit à penser, comme nous l'avons déjà dit, que la sortie était liée à deux facteurs principaux : l'exploration et la pression de population.

Il semble raisonnable de penser que l'influence de l'exploration est proportionnelle au nombre d'insectes présents dans l'enceinte. D'autre part, on peut considérer - d'après ce que nous savons au sujet des rencontres de particules, des vitesses de réactions chimiques - que l'influence de la pression de population est proportionnelle au carré du nombre d'insectes présents. Si nous désignons par E le facteur exploration, par P le facteur pression de population et par y le nombre d'insectes présents dans

l'enceinte à l'instant t , notre hypothèse se traduit ainsi :

$$-\frac{dy}{dt} = E y + P y^2 \quad (1)$$

B - SOLUTION DE L'EQUATION

L'intégration de cette équation différentielle conduira à une fonction $y = f(t)$ dont le graphe représentera le nombre d'insectes présents dans l'enceinte en fonction du temps et selon les hypothèses faites.

(1) s'écrit :

$$-\frac{y'}{y^2} - \frac{E}{y} = P \quad (2)$$

Posons $z = \frac{1}{y}$ Il vient $z' = -\frac{y'}{y^2}$

(2) s'écrit alors :

$$z' - E z = P$$

Intégration de l'équation sans second membre

$$z' - E z = 0$$

$$\frac{z'}{z} = E$$

d'où $z = e^{Et} \times C$

Solution particulière de l'équation avec second membre

$$z_0 = e^{Et} \times C_0$$

$$z'_0 = C_0 E e^{Et} + C'_0 e^{Et}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} z'_0 - E z_0 = C'_0 e^{Et} + C_0 E e^{Et} - E C_0 e^{Et} \\ z'_0 - E z_0 = P \end{array} \right.$$

d'où $C_0 = -\frac{P}{E} e^{-Et} + k$

et $z_0 = k e^{Et} - \frac{P}{E}$

Solution générale

$$z = k e^{Et} + C \times e^{Et} - \frac{P}{E}$$

$$z = K e^{Et} - \frac{P}{E} \text{ , avec } K = C + k$$

soit $y = \frac{E}{K E e^{Et} - P}$, où $K = \frac{1}{y_0} + \frac{P}{E}$

Quand $t \rightarrow \infty$ tous les insectes sont sortis de l'enceinte, donc $C=0$

Le modèle mathématique du phénomène observé, auquel nous aboutissons est donc le suivant :

$$y = \frac{E}{2 E e^{Et} - P}$$

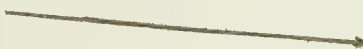
C - DISCUSSION DU RESULTAT

Le premier point à étudier est évidemment le graphe de la fonction :

$$y = \frac{E}{2 E e^{Et} - P}$$

$$y' = \frac{-2 E^3 e^{Et}}{(2 E e^{Et} - P)^2}$$

Si $E > 0$, le tableau de variation est le suivant :

t	0		+ ∞
y'	$\frac{-2 E^3}{(2E-P)^2}$	—	
y	$\frac{E}{2 E - P}$		0

Sous cette condition, le graphe de la fonction est une courbe de type exponentiel qui décroît avec le temps. Dans une première étape nous pouvons donc dire que notre modèle n'est pas en contradiction avec la réalité. Avant d'aborder les étapes ultérieures, examinons les simplifications et les hypothèses que nous avons été amenés à faire pour construire le modèle.

1) Hypothèse de base : "la sortie est liée à deux facteurs".

Il est évident qu'il y a plus de deux facteurs à agir, mais nous avons considéré ceux que nous estimions prépondérants. Seule l'étude du modèle, et son ajustement, permettront de dire dans quelle mesure ce choix était justifié.

2) Nous avons admis que le facteur exploration (E) était le même pour chaque insecte, ce qui est inexact, puisque cela supposerait une variation individuelle nulle. E doit donc être considéré comme un facteur d'exploration moyen, estimé sur un échantillon donné et dans des conditions données. Il en est de même pour le facteur pression de population (P).

3) Nous avons supposé $E > 0$, ce qui est simple question de bon sens.

4) Nous avons posé $C = 0$, d'après nos expériences qui ont montré qu'après un temps plus ou moins long tous les insectes sortaient de l'enceinte.

Il faut maintenant tester le degré d'accord entre le modèle et l'expérience, pour pouvoir discuter sa validité.

CHAPITRE II

DISCUSSION DU MODELE

A - AJUSTEMENT DU MODELE A L'EXPERIENCE

Nous savons que la courbe de sortie d'un groupe de 30 Tribolium est d'allure exponentielle et que le modèle construit comporte dans son équation une exponentielle. Nous allons donc chercher à savoir jusqu'où va cet accord apparent entre les deux courbes. Nous allons déterminer le degré de cet accord.

Les données expérimentales étant groupées en classes de largeur 2 mn, la comparaison des deux courbes nécessite le calcul du nombre théorique d'insectes présents dans l'enceinte en fonction du temps, c'est-à-dire aux valeurs $t = 0, t = 2 \dots t = 30$. Le modèle mathématique ayant pour expression

$$y = \frac{E}{2 E e^{\frac{Et}{2}} - P}$$

ce calcul nécessite la détermination des coefficients E et P. Cette détermination est théoriquement simple ; il suffit de connaître deux valeurs de $y(t)$: soient $y_1 = f(t_1)$ et $y_2 = f(t_2)$. E et P seront racines du système :

$$\left\{ \begin{array}{l} y_1 = f(t_1) \\ y_2 = f(t_2) \end{array} \right.$$

Soient y_0 et y_θ les valeurs choisies, E et P sont racines du système :

$$y_0 = \frac{E}{2E - P} \quad (3)$$

$$y_\theta = \frac{E}{2E e^{E\theta} - P} \quad (4)$$

De (3) on tire :

$$P = E \left(2 - \frac{1}{y_0} \right)$$

$$\text{d'où : } y_\theta = \frac{E}{2E e^{E\theta} - E \left(2 - \frac{1}{y_0} \right)}$$

Le développement en série de MAC LAURIN de $e^{E\theta}$, limité aux trois premiers termes, conduit à :

$$y_\theta = \frac{1}{2 \left(1 + E\theta + \frac{E^2 \theta^2}{2} \right) - \left(2 - \frac{1}{y_0} \right)}$$

$$\text{soit : } y_\theta \theta^2 E^2 + 2 y_\theta \theta E + \frac{y_\theta}{y_0} - 1 = 0 \quad (5)$$

L'équation (5), du second degré par rapport à E, admet deux racines de signes contraires. Or, dans l'établissement du modèle, nous avons supposé $E > 0$; en conséquence, (5) conduit à une valeur de E, et une seule. De cette valeur, on tire :

$$P_\theta = E_\theta \left(2 - \frac{1}{y_0} \right)$$

La détermination des coefficients E et P est donc effectuée. Cependant, si le choix de y_0 s'impose, celui de y_θ est arbitraire. Selon la valeur expérimentale y_θ choisie, les valeurs E_θ et P_θ seront sensiblement différentes.

Partant d'une détermination théorique très simple des coefficients, nous nous trouvons devant le problème pratique de la détermination qui, lui, est beaucoup plus délicat. Parmi les k valeurs possibles de y_θ ,

il faut en choisir une, et de préférence la meilleure.

Deux questions se posent alors :

- 1 - quel critère utiliser pour définir la meilleure valeur ?
- 2 - comment la déterminer ?

1 - Nous avons choisi de définir comme meilleure valeur de y_θ à utiliser celle qui conduirait au meilleur ajustement (degré d'accord le plus élevé) entre les courbes théorique et expérimentale. L'ajustement le meilleur est celui pour lequel la somme des carrés des écarts entre les valeurs théoriques et expérimentales correspondantes est la moindre.

2 - La détermination consiste à calculer E_θ et P_θ pour chacune des k valeurs de t , et à effectuer ensuite, pour chaque couple de valeurs, l'ajustement.

Les calculs groupés dans le tableau 15 conduisent à admettre comme meilleures estimations des coefficients E et P les valeurs suivantes :

$$\sigma E = 0,0102 \quad P = 0,02006$$

$$\varphi E = 0,00653 \quad P = 0,01284$$

B - VALIDITE DU MODELE

Nous venons de déterminer les modèles (σ et φ) dont l'ajustement avec les données expérimentales était le meilleur. Il faut maintenant savoir si ce modèle ainsi défini peut être considéré comme représentatif du phénomène étudié. Pour trancher cette question nous aurons recours, une fois encore, à la méthode statistique. Le nombre d'insectes présents dans l'enceinte en fonction du temps constitue une distribution de fréquences. Le critérium du χ^2 permet alors de tester l'accord entre les distributions théorique et expérimentale (Tableaux 16 et 17).

Résultats du test :

$$\begin{array}{ll} \chi_{\sigma}^2 = 6,822 & p \approx 0,50 \\ \chi_{\varphi}^2 = 7,126 & p \approx 0,40 \end{array}$$

Les modèles mathématiques établis pour exprimer la courbe de sortie des insectes (expérience a) sont statistiquement acceptables.

C - DISCUSSION DU MODELE

Nous avons voulu fonder notre modèle sur des hypothèses biologiques et sommes ainsi parvenus au résultat que nous venons d'exposer. Cependant, il est certain que ce modèle n'est pas le seul qui soit acceptable. Le premier examen des données suggérerait une courbe de type exponentiel, ou même de type hyperbolique ; on pouvait donc envisager la construction, "a priori", d'un modèle fondé sur l'une ou l'autre de ces courbes. Nous avons donc construit deux autres modèles en suivant cette voie.

Nous avons donc testé (χ^2) les modèles suivants :

$$y = y_0 e^{-bt} \quad (\text{II}) \quad y = \frac{y_0}{1 + Bt} \quad (\text{III}) \quad y_0 \begin{cases} \text{(nombre d'insectes} \\ \text{dans l'enceinte} \\ \text{à } t = 0 \end{cases}$$

La détermination de b et B a été effectuée comme précédemment en considérant les moindres carrés. Les valeurs obtenues ont été les suivantes :

$$\begin{array}{ll} \text{♂} \left\{ \begin{array}{l} b = 0,231 \\ B = 0,577 \end{array} \right. & \text{♀} \left\{ \begin{array}{l} b = 0,185 \\ B = 0,424 \end{array} \right. \end{array}$$

Les χ^2 correspondants sont (Tableaux 16 et 17) :

$$\begin{array}{lll} \left\{ \begin{array}{l} \chi^2_{(\text{II})} = 6,561 \\ \chi^2_{(\text{III})} = 8,388 \end{array} \right. & \begin{array}{l} v = 4 \\ v = 5 \end{array} & \begin{array}{l} p = 0,15 \\ p = 0,15 \end{array} \\ \left\{ \begin{array}{l} \chi^2_{(\text{II})} = 7,353 \\ \chi^2_{(\text{III})} = 8,648 \end{array} \right. & \begin{array}{l} v = 5 \\ v = 6 \end{array} & \begin{array}{l} p = 0,20 \\ p = 0,20 \end{array} \end{array}$$

Ces deux modèles peuvent donc être considérés comme statistiquement satisfaisants. La comparaison des χ^2 relatifs aux trois modèles, par le test F, conduit à une différence non significative.

Cependant, si ces modèles ne diffèrent pas significativement pour ce qui concerne l'ajustement à l'expérience, ils ne sont pas nécessairement équivalents. Nous avons donc cherché à étudier les relations pouvant exister entre ces modèles, et notamment entre les coefficients E, P, b et B.

Le modèle (I) s'écrit, dans la première formulation :

$$-\frac{dy}{dt} = E y + P y^2 \quad (1)$$

Si $E = 0$ (1) s'écrit :

$$-\frac{dy}{dt} = P y^2 \quad \text{soit} \quad y = \frac{1}{P t + C'}$$

Nous retrouvons le modèle de type hyperbolique dans lequel B correspond à P.

Si $P = 0$ (1) s'écrit alors :

$$-\frac{dy}{dt} = E y \quad \text{soit} \quad y = C'' e^{-Et}$$

C'est le modèle exponentiel simple dans lequel b correspond à E.

Cette étude très rapide nous montre donc que les trois modèles envisagés sont proches les uns des autres. En effet, en ne considérant qu'une partie des hypothèses (annulation de l'un ou l'autre des facteurs E et P) on aboutit à deux modèles d'expression différente, mais tous deux rattachés à une même équation initiale constituant le modèle général. L'ensemble des trois modèles peut être considéré comme une famille de modèles.

Cette cause de parenté entre modèles (considération d'une partie seulement des hypothèses) n'est pas la seule. En effet, considérons le modèle sous la forme :

$$y = \frac{E}{2 E e^{Et} - P}$$

et développons e^{Et} en série de MAC LAURIN, en nous limitant aux deux premiers termes. Il vient :

$$y = \frac{E}{2 E (1+Et) - P} \quad \text{soit} \quad y = \frac{1}{2 E t - \frac{P}{E} + 2}$$

On retrouve ainsi un modèle de type hyperbolique qui dérive alors du modèle général par une approximation faite sur la fonction e^{Et} .

Notion de famille de modèles -

Cette notion, que nous venons de dégager, nous conduit naturellement à adopter comme modèle le modèle général. En effet, il contient en lui toutes les hypothèses et lui seul permet d'aller du général au particulier. Ceci peut être mis en évidence par l'examen du graphique 9. Nous avons représenté, pour les σ , la courbe expérimentale et les courbes correspondant aux trois modèles. Nous voyons que la courbe représentant le modèle général est toujours comprise entre les courbes représentant les modèles II et III, et que l'accord de ceux-ci avec l'expérience varie en fonction du temps. Le modèle hyperbolique "serre" davantage les données expérimentales de $t = 0$ à $t = 10$; par contre, de $t = 10$ à $t = 30$, c'est le modèle exponentiel simple qui est le plus proche de la réalité. D'après ce que nous venons de dire à propos des relations entre les coefficients relatifs à ces modèles, cette constatation conduit à accorder un rôle prépondérant à la pression de population dans les 10 premières minutes (le nombre de Tribolium dans l'enceinte décroît alors de 30 à 4). Son rôle s'estompe ensuite (avec la diminution du nombre d'insectes) pour céder la place à l'influence de l'exploration.

Pour les ϕ (graphique 10), le modèle général est aussi compris entre les modèles II et III, mais le degré "visuel" d'accord de ceux-ci avec l'expérience n'est plus le même. On peut considérer que, pour toute la durée de l'expérience, le modèle exponentiel simple "serre" davantage les données. Nous avons déjà mis en évidence des différences quantitatives - pour la dispersion le long d'un axe et dans un plan - entre les deux sexes. Il est donc possible que le comportement dans l'enceinte soit légèrement différent pour les deux sexes. Peut-être s'agit il aussi d'une fluctuation d'échantillonnage.

Conclusion -

Nous avons construit, à partir d'hypothèses biologiques, un modèle mathématique du phénomène d'échappement d'une enceinte. Ce modèle s'est révélé statistiquement acceptable. Nous avons vu qu'il n'était pas le seul qu'on puisse accepter en se fondant sur des critères statistiques, mais nous avons montré son caractère général, par rapport aux autres modèles que nous avons testés. C'est donc sur ce modèle que nous allons nous fonder pour tenter l'interprétation de nos résultats. Ce qui signifie que les bases de la discussion seront les notions d'exploration et de pression de population.

Avant d'aborder cette discussion, nous insisterons sur le fait que le modèle construit n'est pas nécessairement parfait, certainement pas même ; il est simplement le meilleur de ceux essayés. La discussion pourrait nous apporter des éléments nouveaux permettant de construire un modèle meilleur que le précédent, que nous discuterions à nouveau en fonction des faits, ou de nouvelles expériences suggérées par ce nouveau modèle. C'est cette approche cybernétique de la "vérité" qui constitue l'intérêt - et aussi l'attrait - des modèles mathématiques.

QUATRIEME PARTIE

INTERPRETATION

Nous avons vu que, lors des essais successifs, la vitesse de sortie d'un groupe de Tribolium diminuait. Nous fondant sur l'hypothèse d'une sortie liée à deux facteurs - l'exploration et la pression de population - nous avons construit un modèle mathématique rendant compte du phénomène étudié (1er essai).

Ce premier pas accompli, il nous faut interpréter la diminution de la vitesse de sortie au cours des essais successifs. Pour l'expliquer, il faut - selon l'hypothèse faite - admettre que l'un des facteurs ou les deux facteurs envisagés ont varié :

- la réduction de la vitesse de sortie traduirait une diminution de l'exploration.

- la pression de population agirait dans le même sens, puisqu'elle est fonction, pour partie, des rencontres entre insectes - ces rencontres étant liées à l'exploration. (Elle est également fonction des stimuli olfactifs et auditifs que les insectes émettent ou perçoivent).

Le problème se pose alors ainsi : pourquoi l'exploration diminue-t-elle ? Une étude plus détaillée de l'exploration permettra peut-être de répondre à la question.

A - L'EXPLORATION

BERLYNE (1960) distingue trois types dans le comportement explorateur :

- les réponses d'orientation, constituées par les changements dans les organes des sens, les muscles, le système nerveux. La réaction d'orientation caractérise l'attaque d'un stimulus ; elle est remplacée ensuite par des réponses d'adaptation.
- l'exploration locomotrice. Elle suit les réponses d'orientation et peut se traduire dans certains cas par une fuite (ex. stimulus thermique) ou par une locomotion qui semble se faire au hasard.
- les réponses d'investigation. Elles constituent le comportement de l'animal face à un objet nouveau (palpage, préhension, etc.)

Ce que nous avons appelé jusqu'ici "exploration" correspond à "l'exploration locomotrice". C'est donc à elle que nous nous attacherons, sans que les deux autres soient nulles, probablement.

Il faut noter que notre dispositif expérimental permet d'étudier l'exploration locomotrice - et, dans une certaine mesure, de la quantifier par la mesure de la vitesse de sortie ou du temps moyen de séjour - mais non le comportement explorateur, car il est difficile de savoir si un insecte, se déplaçant rapidement, explore plus ou moins qu'un insecte restant un certain temps à un endroit, avant de passer à un autre. Tout ce que nous pourrions dire, c'est que l'un présente une exploration locomotrice plus grande que l'autre.

Pour essayer d'analyser l'exploration locomotrice, cherchons en les déterminants. BERLYNE en distingue plusieurs :

- la nouveauté.
- le changement.
- la complexité.
- l'hérédité.
- des déterminants divers : sexe, par exemple.

Nous ne nous attacherons qu'aux trois premiers.

1) - L a n o u v e a u t é -

D'une façon générale, on observe une diminution de l'exploration d'une situation, d'un objet, comme ils perdent de leur nouveauté. Il faut distinguer plusieurs degrés, ou plusieurs aspects, dans la nouveauté. Selon WELKER (cité par BERLYNE), quand la nouveauté est complète, la plus grande partie de l'exploration consiste à chercher une sortie (chez les Rats). Une nouveauté moins totale peut apparaître suivant :

- le temps écoulé depuis la dernière expérience.
- le degré de ressemblance entre la situation testée et la situation précédente.
- la durée de l'exposition à la situation précédente.

2) - L e c h a n g e m e n t -

Un changement dans le champ des stimuli peut provoquer une augmentation de l'activité exploratrice.

3) - L a c o m p l e x i t é -

Un stimulus complexe devient plus attractif comme il perd de sa nouveauté.

Dans le dispositif expérimental que nous avons utilisé, quelle est l'importance de ces trois déterminants : nouveauté, changement, complexité ? A notre avis, seule la nouveauté peut intervenir, puisqu'au cours de nos expériences nous n'avons pas apporté de changement dans le champ des stimuli, et que le schéma matériel est un des plus simples qui soient. Nous verrons ensuite quelles modifications peuvent être apportées par les insectes eux-mêmes.

4) - D i s c u s s i o n -

Pour analyser l'exploration locomotrice, nous nous sommes appuyés sur l'ouvrage de BERLYNE "Conflict, Arousal and Curiosity", un des plus complets sur le comportement explorateur. Cependant, BERLYNE tire la majo-

rité de ses exemples de travaux portant sur le comportement du rat blanc. Il peut sembler dangereux de s'appuyer sur un tel ouvrage pour analyser le comportement d'un insecte. Nous l'avons cependant fait, pour les raisons suivantes :

Les travaux importants sur le comportement explorateur des insectes sont très rares ; à notre connaissance, il n'y a que ceux de DARCHEN (1952, 1955, 1957, 1960, 1964) sur Blattella germanica. DARCHEN a effectué des recherches très intéressantes, qui l'ont conduit à formuler un certain nombre de "lois" sur l'activité exploratrice.

- 1 - " L'activité exploratrice est d'abord fonction inverse du "temps". Plus le temps augmente, plus l'activité exploratrice diminue.
- 2 - " L'activité exploratrice est fonction de la complexité du "parcours, plus ou moins capable de l'entretenir par sa nouveauté".
- 3 - " La tendance exploratrice peut être inhibée ou peut diminuer "rapidement si une ou plusieurs tendances entrent en conflit "avec elle".
- 4 - " L'activité exploratrice de Blattella germanica est fonction "de la température ambiante ou de l'activité générale".
- 5 - " L'activité exploratrice ne dépend pas de l'intensité lumineuse".
- 6 - " L'activité exploratrice est fonction des parcours antérieurs".

Compte tenu des grandes différences qui existent entre les insectes, nous avons pensé qu'il n'était pas possible d'appliquer, a priori, ces lois - valables pour Blattella - à Tribolium. C'est pourquoi nous avons fondé notre étude sur l'ouvrage de BERLYNE, en nous attachant aux principes généraux que cet auteur avait dégagés.

B - ANALYSE DE LA NOUVEAUTE QUE RENCONTRENT LES TRIBOLIUM

AU COURS DES EXPERIENCES

Les Tribolium proviennent de boîtes d'élevage dans lesquelles ils sont soumis à un ensemble de stimuli. Lors de leur introduction dans l'enceinte, ils sont soumis à un autre ensemble de stimuli. L'analyse de ces deux ensembles nous permettra de déterminer le ou les stimuli nouveaux, le changement de certains stimuli qui seraient susceptibles de déclencher l'exploration locomotrice.

Boîte d'élevage	Enceinte
stimuli température : θ	température : θ'
humidité relative : RH	humidité relative : (RH)'
obscurité	rouge diffus
nourriture	absence de nourriture
odeur de la farine	absence d'odeur de la farine
contact de la farine	absence du contact de la farine
présence de congénères	présence de congénères ou non
stimuli olfactifs } des con- " auditifs { génères	(stimuli olfactifs)' } des congénè- (" auditifs)' { res ou non

Etudions chacun de ces stimuli.

1) - température -

La température de la boîte d'élevage (27°C) est supérieure à celle de l'enceinte ($20-23^{\circ}\text{C}$). Placés dans une enceinte à l'intérieur de l'étuve, les Tribolium manifestent une exploration locomotrice. Le stimulus température ne joue donc pas un rôle essentiel. A l'intérieur de l'étuve, l'exploration locomotrice doit être supérieure, d'après ce que nous avons montré à propos de la vitesse de marche. Ceci serait en accord avec la "loi 4" de DARCHEN.

2) - Humidité -

L'humidité relative est sensiblement la même dans les deux cas.

3) - Lumière -

La même expérience que pour la température montre qu'il y a exploration locomotrice à l'obscurité. Notons cependant que l'exploration locomotrice est plus grande (observation non quantifiée) quand l'intensité lumineuse croît. Par conséquent, Tribolium ne suit pas la "loi 5" de DAR-CHEN.

4) - Nourriture -

Dans l'enceinte, Tribolium pourrait réagir à l'absence de farine, qui motiverait son exploration locomotrice. Cependant, on peut supposer que sortant de la boîte d'élevage, il est repu, et que son comportement n'est pas motivé par la faim. Nous pensons plutôt que si la farine a un rôle, c'est par son odeur, son contact, ou par les deux à la fois.

5) - Contact, odeur de la farine -

Si on dépose des Tribolium sur une surface de farine préalablement tassée, on n'observe pas de modification sensible de l'exploration locomotrice. Par contre, si la farine n'est pas tassée, on observe une réduction considérable de l'exploration locomotrice. Les insectes se "taillent" des chemins dans la farine et s'y déplacent lentement, avec des périodes de repos.

Il semble donc que l'absence de certains stimuli tactiles conduise Tribolium à manifester une exploration locomotrice.

6) - Contact de l'enceinte -

Au cours des essais successifs (a, b, c), on trouve de plus en plus d'insectes contre les parois de l'enceinte. Ce phénomène peut égale-

ment être observé dans les boîtes d'élevage, où l'on trouve beaucoup de Tribolium au fond, contre les bords de la boîte. Il apparaît donc que Tribolium doit satisfaire un certain "besoin" de stimuli tactiles.

7) - P r é s e n c e d e c o n g é n è r e s -

Dans les boîtes d'élevage on observe fréquemment des groupes de Tribolium serrés les uns contre les autres. Ce phénomène peut être dû à des stimuli tactiles ou olfactifs. NAYLOR a en effet mis en évidence une préférence de Tribolium pour la farine conditionnée (farine dans laquelle ont séjourné des Tribolium et qui est teintée par leurs sécrétions d'éthyl et méthyl benzoquinones). Utilisant une telle farine, et la tassant de façon à obtenir une surface plane, nous n'avons pas observé de réduction de l'exploration locomotrice. Nous sommes donc conduits à mettre une nouvelle fois en avant l'importance des stimuli tactiles dans la formation de groupes de Tribolium.

On connaît, chez d'autres Invertébrés, l'importance de ces stimuli tactiles dans la formation de rassemblements pseudo-sociaux, au sens de GRASSÉ (1952). Les cochenilles Orthezia urticae, par exemple, demeurent dispersées si elles sont placées sur un substrat rugueux, alors que sur un substrat lisse elles se groupent en amas.

8) - P r é s e n c e d e l a p o r t e -

Son rôle est passif ; elle sert uniquement de moyen de mesure du phénomène étudié.

C - INTERPRETATION DE LA DECROISSANCE DE LA VITESSE DE SORTIE

SELON LES ESSAIS SUCCESSIFS (a, b, c)

De l'analyse précédente, il ressort que les stimuli tactiles ont une grande importance dans le comportement de Tribolium et que c'est l'absence de ces stimuli qui déclenche l'exploration locomotrice. Dans l'enceinte, un Tribolium sera soumis à des stimuli tactiles dans deux cas :

- rencontre avec la paroi de l'enceinte.
- rencontre avec ses congénères.

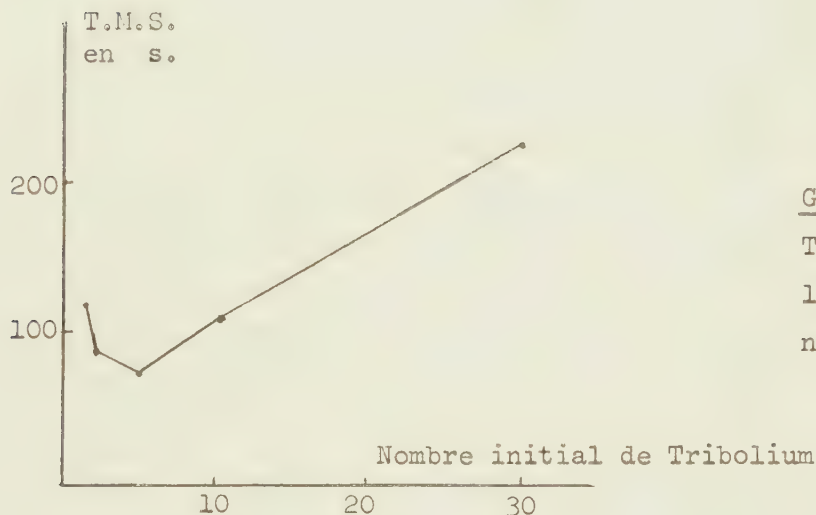
Placés dans l'enceinte, les Tribolium manifestent d'abord une exploration locomotrice importante, qui se traduit par la sortie de la moitié des Tribolium au cours des premières minutes (le franchissement de la porte s'effectuant par hasard). Après un certain temps, une grande partie des Tribolium étant hors de l'enceinte, la pression de population est moins importante et, par suite, la quantité d'activité exploratrice. Il est possible également que la situation commence à perdre de sa nouveauté. D'autre part, certains Tribolium, rencontrant la paroi de l'enceinte, y perçoivent des stimuli tactiles ; on constate alors que très souvent ils longent la paroi et, ce faisant, rencontrent d'autres Tribolium avec lesquels il y a échange de stimuli tactiles. Cependant, l'activité exploratrice n'étant jamais nulle, l'enceinte - finalement - se vide.

Dans un second essai la nouveauté est moins totale, et de plus en plus les insectes ont tendance à se grouper. Au cours d'un troisième essai c'est le même phénomène qui se passe, mais avec une intensité plus forte. La nouveauté de la situation a encore diminué, alors que la satisfaction des stimuli tactiles le long des parois et contre les congénères a augmenté. C'est à notre sens un phénomène semblable à celui observé chez la chenille Orthezia urticae, ou encore chez les Ophiures. Ces derniers, vivant solitaires sur les algues, se dispersent lorsqu'on les place dans un bac d'eau de mer, puis, au bout d'une dizaine de minutes, se regroupent en amas. A ce propos, GRASSÉ écrit : "Lorsque des corps étrangers font défaut, "pour satisfaire leur "besoin" de contact, ils (les Ophiures) recourent à "leurs congénères".

Cette interprétation doit être conciliée avec les résultats concernant le temps moyen de séjour.

D - TEMPS MOYEN DE SEJOUR DANS L'ENCEINTE (TMS)

Nous avons obtenu, en fonction du nombre d'insectes présents dans l'enceinte à l'instant initial, la variation du TMS suivante (graphique 11) :



Graphique 11 :

Temps moyen de séjour dans l'enceinte, en fonction du nombre initial de Tribolium

Compte tenu du modèle mathématique que nous avons établi, le TMS devrait diminuer quand le nombre d'insectes présents à $t=0$ augmente. C'est ce que traduit la décroissance 1-2-5. Par contre, on observe une croissance du TMS ensuite (5-10-30). Pour l'interpréter, nous pouvons dire que, plus la densité de population est élevée, plus les rencontres entre insectes sont nombreuses et - bien que l'on assiste à un vidage rapide de l'enceinte au cours des premières minutes de l'expérience -, pour les insectes n'ayant pas encore franchi la porte, l'accumulation de stimuli tactiles sera rapide. Elle s'ajoutera, avec le temps, à une diminution de la nouveauté, ce qui fait que certains insectes sortiront "tard" de l'enceinte, ce qui se traduira - au niveau du groupe - par une augmentation du TMS. Quand la taille du groupe augmente, chaque individu voit son "potentiel de rencontres" augmenter ; par suite, son exploration locomotrice diminuera plus vite que s'il appartenait à un plus petit groupe.

Dans notre expérience, le groupe de 5 Tribolium constitue un effectif particulier, déterminé par la surface de l'enceinte.

E - DISCUSSION

Nous avons interprété l'exploration locomotrice comme résultant du manque de stimuli tactiles pour les Tribolium. Peut-on considérer cette exploration locomotrice comme une activité de substitution ? "Les activités de substitution n'appartiennent pas à la chaîne normale des réactions dans lesquelles le sujet se trouve engagé. Elles frappent par leur caractère incongru", selon CHAUVIN. Dans nos expériences, nous plaçons les Tribolium dans une situation nouvelle pour eux, ainsi que nous l'avons montré. Nous nous proposons alors d'étudier les réactions de Tribolium devant cette situation, d'observer son comportement. Dès lors, nous ne pouvons pas dire si les réactions de Tribolium "appartiennent ou non à la chaîne normale des réactions dans lesquelles le sujet se trouve engagé", puisque jamais il ne s'est trouvé dans une telle situation. Ou alors il faudrait admettre, selon la règle de la pluralité et de la suppléance des stimuli de GRASSÉ (in CHAUVIN), que les seuls stimuli hygrométriques, thermiques et lumineux évoquent chez Tribolium un comportement semblable à celui qu'il a dans la boîte d'élevage et que, empêché de l'accomplir, son activité exploratrice soit une activité de substitution. Mais peut-on alors considérer cette activité comme un "acte absurde, inutile, inadapté" ? Certainement pas, puisque cette activité exploratrice conduit le Tribolium à rencontrer ses congénères, à "connaître" l'enceinte, à aboutir - avec les essais successifs - à une "adaptation temporaire" à son nouveau milieu.

L'application du modèle à des cas particuliers, comme $y_0 = 1$, conduit à poser l'existence d'une pression de population pour un individu. Quelle peut en être la signification ? Nous pourrions l'interpréter comme étant la pression qu'exerce l'individu sur lui-même. Selon la conception des objectivistes, du seul fait qu'il vit l'organisme accumule des stimuli qui chargent son réservoir d'énergie. S'il n'y a pas d'évocateur, le réservoir finit par se décharger, en conduisant l'animal à des activités à vide. Considérons les Tribolium dans l'enceinte : au cours des essais successifs l'exploration locomotrice diminue et conduit à une "adaptation temporaire" au nouveau milieu. Cependant l'exploration locomotrice persiste toujours, entrecoupée de phases de repos. La conception objectiviste nous incite à considérer l'exploration locomotrice comme complexe. A notre sens, nous

pouvons reprendre la distinction faite par BERLYNE entre les différents aspects du comportement explorateur :

- réponses d'orientation
- réponses d'investigation
- réponses de locomotion.

Les réponses de locomotion sont, à notre sens, de deux types. Nous distinguerons :

- l'exploration locomotrice proprement dite. C'est elle qui permet à l'animal de réagir à certains stimuli pour maintenir son organisme dans un minimum de stimulation. C'est cette exploration qui est mise en oeuvre par l'animal dans les expériences de préférendum, par exemple, ou bien dans les premières minutes de notre expérience. L'exploration locomotrice peut se traduire de différentes façons : par une marche au hasard ou non, selon le degré de complexité de la situation, et selon l'animal.

- l'activité locomotrice obligatoire. Nous la considérerons comme une activité à vide. C'est elle qui explique pourquoi un animal repu, placé dans des conditions qui lui sont les plus favorables, ne reste pas inactif. Cette activité locomotrice sera plus ou moins importante, selon la capacité du réservoir d'énergie de l'animal étudié, et selon l'intensité du champ des stimuli.

CONCLUSION

Plutôt qu'une conclusion de l'étude qui précède, nous voudrions introduire ici le travail ultérieur. Nous avons voulu étudier la dispersion dans son aspect dynamique et, pour cela, nous avons fait des expériences simples, pour donner une base solide à la suite de l'étude. Nous pensons avoir établi cette base.

Ayant étudié la sortie d'un groupe de Tribolium placés dans une enceinte circulaire munie d'une porte, nous avons mis ce phénomène en équation, ce qui était fondamental pour poursuivre plus avant. Cette équation, nous avons cherché à lui donner une valeur générale. Si nous avons expérimenté sur Tribolium, il n'en est pas fait mention dans le modèle, qui comporte uniquement deux paramètres : E = l'exploration et P = la pression de population. L'application que nous avons faite était, bien sûr, consacrée à Tribolium, mais il nous semble que ce modèle pourrait s'appliquer aussi bien à d'autres insectes et - pourquoi pas ? - à des mammifères.

Nous avons donc voulu étudier plus en détail les coefficients E et P . Nous nous sommes bornés à l'étude de E , considérant que P en était fonction. Beaucoup de travaux parlent d'exploration, de comportement explorateur, sans toutefois que la définition ou l'analyse qu'ils en donnent soient satisfaisantes. Nous avons précisé ce que nous appelions exploration et, plus précisément, exploration locomotrice. Nous avons cherché à définir ce qui, dans notre expérience, provoquait chez les insectes l'exploration locomotrice. Pour cela, nous avons utilisé une méthode d'analyse de la situation, qui a une valeur générale. Ainsi se trouvent assurées les bases d'un travail ultérieur, dont nous donnerons ici les perspectives.

Dans la phase suivante, il faudra étudier le comportement dans deux enceintes communiquant par une porte, et essayer d'exprimer le comportement de dispersion à l'aide du modèle établi pour une enceinte. Ce modèle conduit à un équilibre dans les deux enceintes, avec fluctuations autour de

cet équilibre. Les quelques expériences que nous avons faites dans cette voie semblent en accord avec ce résultat théorique.

Nous devons ensuite multiplier le nombre des enceintes et, en les considérant deux à deux, essayer d'interpréter mathématiquement les résultats. Cette multiplication des enceintes conduit, comme le montre le graphique 12, à un espace pratiquement homogène, puisque les parois des enceintes sont alors de plus en plus virtuelles. Mais l'espace demeure structuré. Arrivés à ce stade, nous pourrions peut-être interpréter la courbe bimodale obtenue lors des expériences de dispersion dans le plan. Une autre voie nous sera aussi ouverte, qui permettra peut-être l'application, au terrain, des études faites au laboratoire. Nous pourrions en effet donner à certaines enceintes des valeurs particulières (température, humidité, nourriture, lumière ...), et étudier l'influence de telles zones sur la dispersion. Une telle technique permettrait d'appliquer les résultats obtenus pour la dispersion en milieu homogène à un milieu hétérogène, dont nous pourrions graduer l'hétérogénéité.

Nous pensons que ce sont ces perspectives - qu'il laisse entrevoir - qui constituent l'intérêt principal du travail que nous avons effectué.

TABLEAUX ET GRAPHIQUES

18,8°C		20,9°C		23,1°C		24,7°C	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
10,8	21,4	96,4	85,0	100,0	45,0	65,6	77,2
26,0	40,4	97,2	92,8	116,3	116,6	113,5	104,6
62,2	45,0	102,0	103,4	135,6	150,6	136,2	205,2
71,2	63,6	107,0	106,2	138,0	159,3	140,8	211,0
71,4	70,8	115,6	129,6	140,0	167,6	148,0	224,0
75,2	73,4	115,6	130,8	144,0	170,0	157,8	230,4
81,4	75,6	123,8	135,4	150,0	173,6	159,6	251,6
91,8	81,6	124,8	140,2	155,3	176,0	160,0	253,6
114,6	82,2	127,2	149,6	160,3	176,6	170,4	266,4
114,6	89,0	133,8	152,6	166,0	191,6	171,4	270,0
115,4	92,2	135,8	153,2	170,0	196,6	183,2	270,8
116,2	98,4	144,6	153,8	192,0	213,3	186,2	277,6
117,8	99,6	146,4	156,4	217,6	216,0	200,0	278,4
119,2	114,4	147,8	158,4	226,6	221,6	230,0	279,8
127,8	124,4	151,4	180,4	238,0	230,3	236,2	294,6
128,8	138,2	173,0	185,8	243,0	241,6	241,0	295,0
130,6	139,8	177,0	190,0	250,0	247,3	264,8	327,2
154,0	144,4	181,0	199,8	252,3	252,6	324,4	344,2
155,4	154,4	190,0	200,2	263,3	253,6		
157,6	159,0	191,6	213,6	277,3	255,3		
158,0	166,6	191,8	220,8	280,0	263,6		
165,4	170,4	203,6	223,8		264,0		
168,4	171,4	230,0	229,8		266,6		
	176,6		255,2		270,3		
					271,0		
					271,0		
					271,3		
					313,3		

Moyenne 110,13 107,00 148,22 164,42 191,14 216,03 183,00 247,47

Tableau 1 - Dispersion le long d'un axe. Distances parcourues selon le sexe et la température (chaque distance est exprimée en mm et représente la moyenne de 5 essais).

♂			♀		
D	d	n	D	d	n
38	38	0	120	112	1
50	44	3	121	77	3
78	47	3	139	113	2
90	16	2	159	158	0
105	52	2	160	19	9
110	56	4	162	61	6
129	92	5	168	154	4
135	131	0	172	116	4
149	49	6	175	60	5
166	138	2	178	170	2
170	60	8	186	122	3
171	78	6	186	169	6
173	8	0	199	58	6
173	56	10	212	131	3
173	171	8	214	193	6
174	144	2	233	204	3
190	116	5	246	144	6
190	178	0	247	235	2
190	98	4	272	168	11
197	133	4	274	129	9
205	148	7	288	62	7
213	198	2	288	52	4
218	174	5	290	114	2
226	117	4	290	265	8
252	62	7	291	285	0
272	230	7	315	19	8
272	99	3	318	57	5
293	260	2	333	268	2
295	285	3	338	175	7
303	257	2	357	297	2
304	293	1	366	107	3
316	305	1	379	361	1

Tableau 4 - Dispersion dans un plan.

D : distance parcourue en 30 s. (exprimée en mm).

d : distance séparant les positions du Tribolium à $t = 0$ et $t = 30$ s. (exprimée en mm).

n : nombre de changements de direction.

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte

	t en mn	Répétitions								Moyenne
<u>Essai a</u>	0	30	30	30	30	30	30	30	30	30,00
	2	13	21	16	16	13	15	15	9	14,75
	4	7	16	10	7	11	9	11	6	9,62
	6	4	12	7	2	7	6	6	6	6,25
	8	4	8	7	1	7	5	4	6	5,25
	10	3	7	7	1	4	4	3	4	4,12
	12	2	5	4	1	3	2	2	2	2,62
	14	2	4	3	1	2	1	1	1	1,87
	16	0	4	3	1	1	1	0	0	1,25
	18		4	2	1	1	0			1,00
	20		4	2	1	1				1,00
	22		4	0	0	1				0,62
	24		3			1				0,50
	26		2			1				0,37
	28		2			1				0,37
	30		2			1				0,37
<u>Essai b</u>	0	30	30	30	30		30	30		30,00
	2	24	28	25	30		20	25		25,33
	4	19	28	20	29		13	20		21,50
	6	13	25	20	29		8	16		18,50
	8	11	23	16	25		6	12		15,50
	10	9	21	11	25		6	8		13,33
	12	9	21	9	24		5	4		12,00
	14	9	21	7	23		4	3		11,16
	16	8	20	7	22		4	3		10,66
	18	8	20	7	21		2	2		10,00
	20	7	19	7	21		2	2		9,66
	22	7	17	6	20		2	2		9,00
	24	7	17	6	19		2	2		8,83
	26	7	17	6	19		2	2		8,83
	28	7	16	6	18		2	2		8,50
	30	7	16	6	18		1	2		8,33

	t en mn						Moyenne
<u>Essai c</u>	0	30	30	30	30	30	30,00
	2	27	28	29	24	27	27,00
	4	22	26	29	22	21	24,00
	6	19	24	26	22	20	22,20
	8	14	21	24	21	19	19,80
	10	12	20	24	20	19	19,00
	12	11	19	23	20	19	18,40
	14	11	18	22	19	19	17,80
	16	11	16	21	19	18	17,00
	18	10	16	20	19	17	16,40
	20	10	16	19	19	17	16,20
	22	9	15	19	19	17	15,80
	24	8	13	18	16	15	14,00
	26	8	13	18	16	14	13,80
	28	8	13	18	15	13	13,40
	30	8	13	18	15	13	13,40

Tableau 6 - Sortie de l'enceinte : 30 Tribolium ♂.

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte selon le temps, les essais successifs et les répétitions (les répétitions sont effectuées avec des lots d'insectes différents).

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte

	t en mn	Répétitions						Moyenne
<u>Essai a</u>	0	30	30	30	30	30	30	30,00
	2	17	22	23	24	19	19	20,66
	4	15	15	19	12	10	11	13,66
	6	8	15	11	9	5	5	8,83
	8	8	13	9	5	3	3	6,83
	10	5	11	8	3	2	1	5,00
	12	2	10	5	2	1	0	3,33
	14	2	9	3	0	1		2,50
	16	2	9	2		1		2,33
	18	2	9	1		0		2,00
	20	2	7	1				1,66
	22	2	7	1				1,66
	24	2	7	1				1,66
	26	2	6	1				1,50
	28	0	5	1				1,00
	30		5	1				1,00
<u>Essai b</u>	0	30	30	30	30	30	30	30,00
	2	27	28	25	28	16	19	23,83
	4	27	26	22	19	10	10	19,00
	6	24	25	18	14	10	8	16,50
	8	22	23	17	13	7	8	15,00
	10	20	22	15	10	7	7	13,50
	12	19	21	13	9	6	6	12,33
	14	19	21	12	8	5	4	11,50
	16	19	21	11	7	5	4	11,16
	18	18	21	11	3	4	4	10,16
	20	18	21	11	2	3	4	9,83
	22	17	21	10	2	2	4	9,33
	24	16	21	10	2	2	3	9,00
	26	13	21	9	2	1	1	7,83
	28	12	21	9	1	1	0	7,33
	30	11	21	9	1	1		7,16

	t en mn						Moyenne
<u>Essai c</u>	0	30	30	30	30	30	30,00
	2	19	27	29	18	28	24,33
	4	18	26	29	12	27	22,00
	6	16	24	28	9	26	20,50
	8	13	24	28	7	26	19,33
	10	13	24	27	6	25	18,33
	12	12	23	26	6	24	18,16
	14	11	22	25	5	22	17,16
	16	11	21	24	5	22	16,83
	18	9	19	24	5	21	16,00
	20	8	19	24	5	19	15,50
	22	8	19	23	5	18	15,00
	24	8	18	22	5	18	14,66
	26	6	18	22	5	18	14,33
	28	5	18	22	5	18	14,00
	30	4	18	22	5	18	13,83

Tableau 7 - Sortie de l'enceinte : 30 Tribolium ♀.

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte selon le temps, les essais successifs et les répétitions (les répétitions sont effectuées avec des lots d'insectes différents).

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte

t en mn	Répétitions						Moyenne
0	10	10	10	10	10	10	10,00
2	8	4	3	4	10	1	5,00
4	6	2	2	1	9	0	3,33
6	5	2	1	1	7		2,66
8	5	1	1	1	4		2,00
10	5	1	1	1	4		2,00
12	5	1	1	1	4		2,00
14	4	1	1	0	4		1,66
16	3	1	1		4		1,50
18	3	1	1		4		1,50
20	2	1	1		3		1,16
22	2	1	1		2		1,00
24	2	1	1		2		1,00
26	2	0	1		2		0,83
28	2		1		2		0,83
30	2		1		2		0,83

Tableau 10 - Sortie de l'enceinte : 10 Tribolium.

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte selon le temps et les répétitions (les répétitions sont effectuées avec des lots d'insectes différents).

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte

t en mn	Répétitions																									Moyenne					
0	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5,00		
1	1	2	0	2	1	3	3	1	2	1	1	0	4	1	2	1	2	1	4	1	4	3	2	2	3	1	2	3	0	2	1,83
2	0	1		2	0	0	1	0	1	0	0		4	0	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	2	0	2	1		2	0,83
3		0		2			1		0				3		1	0	1	1	0		0	2		2		0	1	1		0,50	
4				2			1						3		0		1	0			0		1		1		1	0		0,30	
5				2			0						3				1					0		1		1				0,16	
6				2									1				0									0				0,10	
7				2									1																	0,10	
8				2									0																	0,06	
9				1																										0,03	
10				1																										0,03	
11				1																										0,03	
12				1																										0,03	
13				1																										0,03	
14				1																										0,03	
15				1																										0,03	
16				1																										0,03	
17				0																										0,00	

Tableau 11 - Sortie de l'enceinte : 5 Tribolium.

Nombre de Tribolium présents dans l'enceinte selon le temps et les répétitions (les répétitions sont effectuées avec des lots d'insectes différents).

Temps de sortie	TMS	Temps de sortie	TMS	Temps de sortie	TMS
4 - 21	12,5	42 - 42	42,0	80 - 92	86,0
9 - 30	19,5	29 - 56	42,5	12 - 168	90,0
5 - 41	23,0	20 - 80	50,0	100 - 115	107,5
15 - 38	26,5	5 - 100	52,5	50 - 168	109,0
6 - 50	28,0	10 - 98	54,0	55 - 204	129,5
4 - 53	28,5	20 - 94	57,0	25 - 280	152,5
6 - 60	33,0	39 - 85	62,0	18 - 320	169,0
10 - 59	34,5	28 - 101	64,5	35 - 401	218,0
35 - 40	37,5	64 - 69	66,5	40 - 450	245,0
12 - 68	40,0	20 - 121	70,5	318 - 451	384,5

Tableau 12 - Sortie de l'enceinte : 2 Tribolium.

Temps de sortie des 2 Tribolium et temps moyen de séjour dans l'enceinte (TMS). Les temps sont exprimés en s. et les répétitions effectuées avec des insectes différents.

♂			♀		
Temps de sortie			Temps de sortie		
5	45	110	2	27	114
6	45	114	3	32	115
6	47	134	4	39	119
6	48	143	4	39	125
15	50	146	4	40	150
18	50	153	4	44	160
18	58	165	8	55	164
20	60	172	8	63	229
22	60	175	9	79	270
25	61	195	12	88	285
25	73	198	16	88	295
26	82	250	18	89	305
27	84	282	18	91	310
28	88	309	19	94	360
31	95	347	19	95	370
32	100	375	20	95	380
35	103	472	20	100	393
36	104	499	23	103	401
40	110	520	24	105	465
40	110	530	24	108	484

Tableau 13 - Sortie de l'enceinte : 1 Tribolium.

Temps de sortie du Tribolium (exprimé en s.) selon le sexe et les répétitions (effectuées avec des insectes différents).

temps (t)	♂		♀	
	(1)	(2)	(1)	(2)
	Estimation de E	$\Sigma(y_{th} - y_{ex})^2$	Estimation de E	$\Sigma(y_{th} - y_{ex})^2$
0				
2	0,0083	28,7190	0,0037	> 64,2459
4	0,0086	24,4938	0,0052	64,2459
6	<u>0,0102</u>	<u>15,4824</u>	<u>0,0065</u>	<u>37,1205</u>
8	0,0094	18,4798	0,0068	38,6619
10	0,0099	16,6165	0,0080	49,4696
12	0,0133	26,9815	0,0105	> 49,4696
14	0,0159	> 26,9815	0,0120	"
16	0,0206	"	0,0113	"
18	0,0223	"	0,0117	"
20	0,0201	"	0,0126	"
22	0,0275	"	0,0114	"
24	0,0301	"	0,0105	"
26	0,0255	"	0,0106	"
28	0,0237	"	0,0143	"
30	0,0221	"	0,0134	"

Tableau 15 - Ajustement du modèle I.

- (1) Estimation de E selon la valeur y_0 choisie.
 (2) Somme des carrés des écarts entre les valeurs théoriques et expérimentales selon la valeur de E choisie.

La valeur de E rendant minimum cette somme est soulignée.

	y_{th}	y_{ex}	$(y_{ex} - y_{th})^2$	$\frac{(y_{ex} - y_{th})^2}{y_{th}}$
Modèle I				
	29,94	30,00	0,0036	0,0000
	13,55	14,75	1,4400	0,1062
	8,55	9,62	1,1449	0,1339
	6,29	6,25	0,0016	0,0002
	4,90	5,25	0,1225	0,0250
	4,03	4,12	0,0081	0,0020
	6,34	4,49	3,4225	0,5398
	6,92	3,25	13,4689	1,9464
	7,90	2,23	32,1489	4,0694

$$\chi^2 = 6,8220$$

Modèle II

30,00	30,00	0,0000	0,0000
18,58	14,75	14,6689	0,7895
11,68	9,62	4,2436	0,3633
7,37	6,25	1,2544	0,1702
4,63	5,25	0,3844	0,0830
7,76	14,09	40,0689	5,1555

$$\chi^2 = 6,5615$$

Modèle III

30,00	30,00	0,0000	0,0000
13,69	14,75	1,1236	0,0820
8,91	9,62	0,5041	0,0565
6,61	6,25	0,1296	0,0196
5,25	5,25	0,0000	0,0000
4,37	4,12	0,0529	0,0121
24,02	9,97	197,4025	8,2182

$$\chi^2 = 8,3884$$

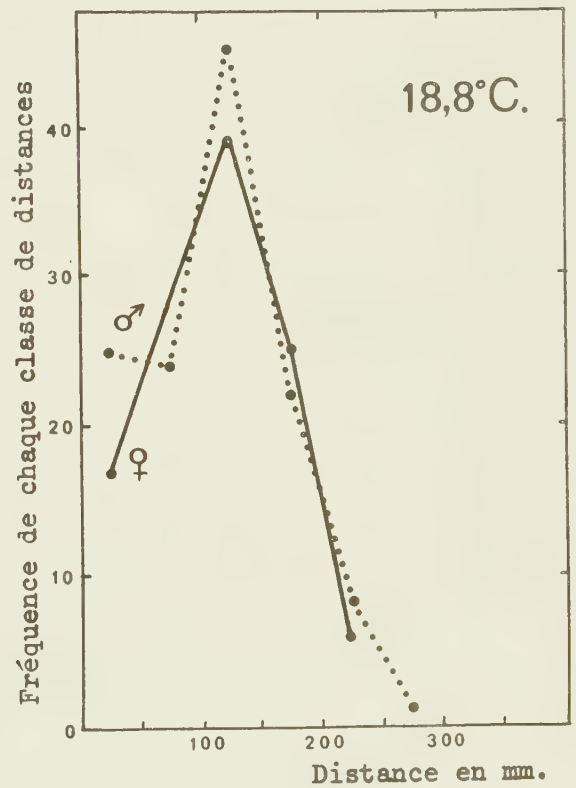
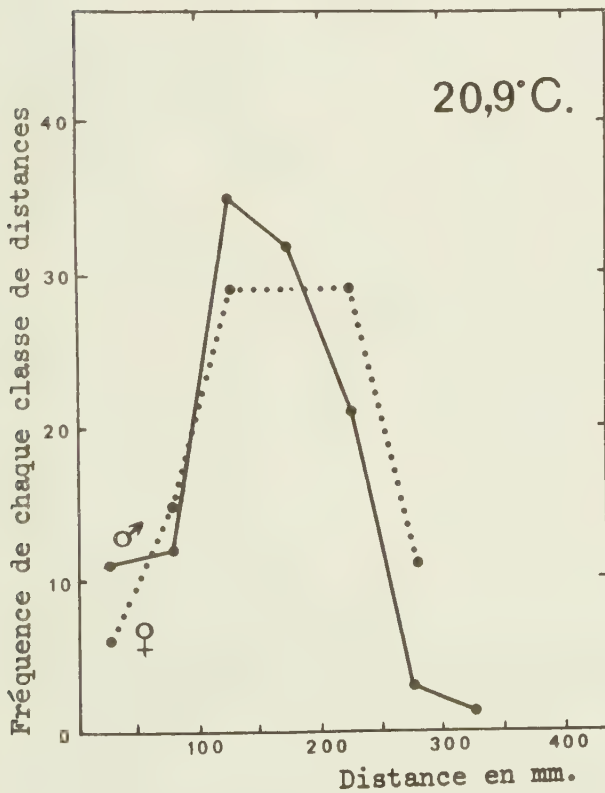
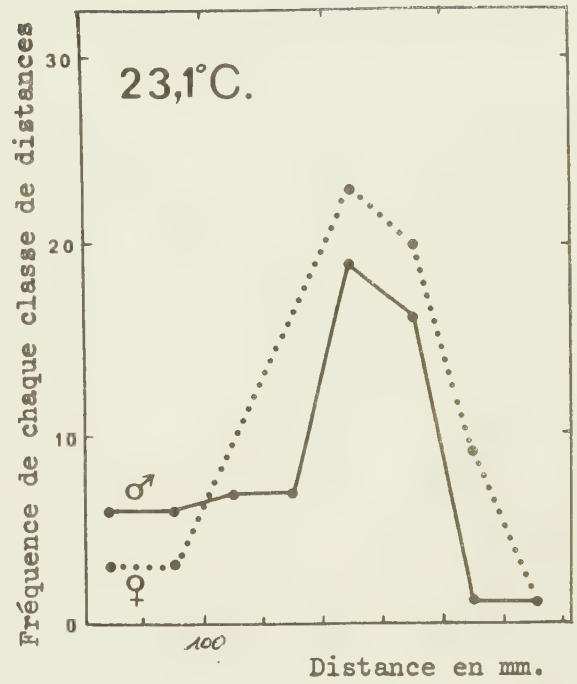
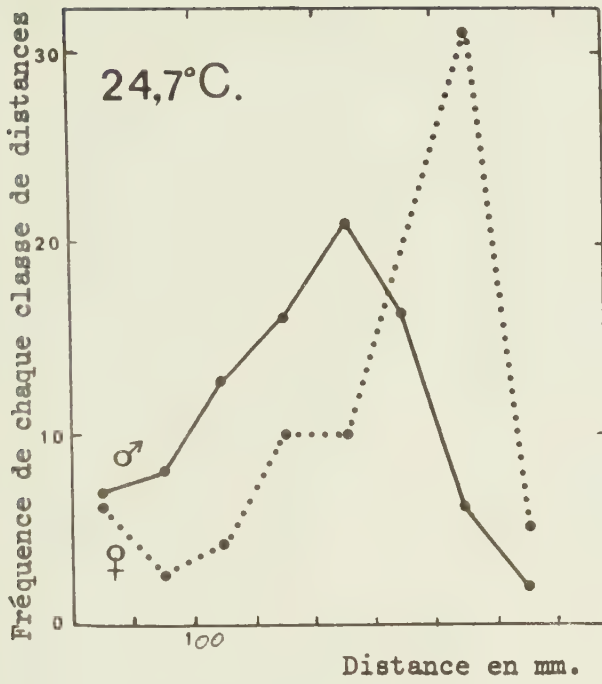
Tableau 16 - Validité des modèles I, II et III pour les ♂. Test du χ^2 .

Les effectifs de certaines classes ont été groupés afin d'effectuer le test.

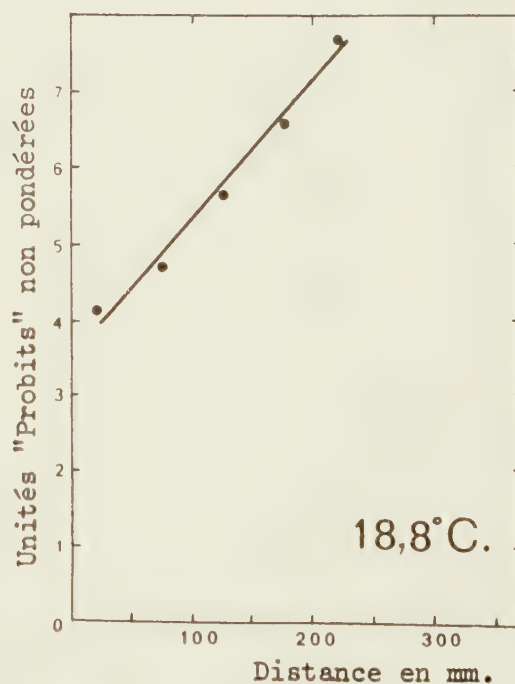
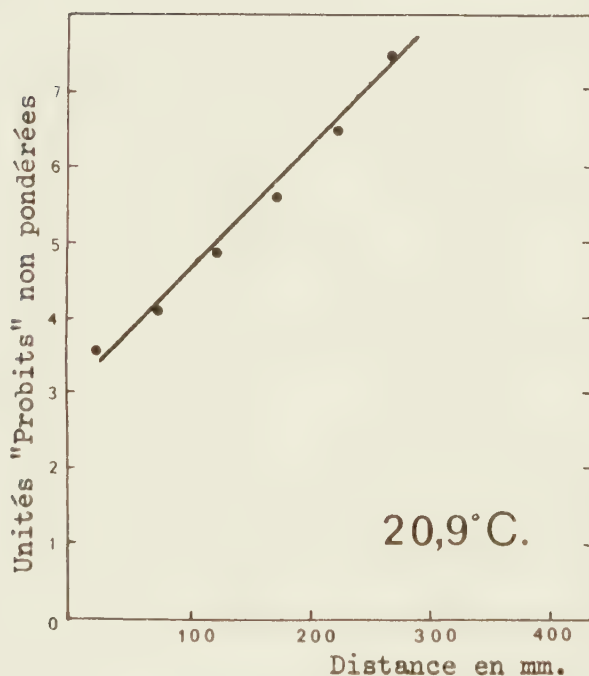
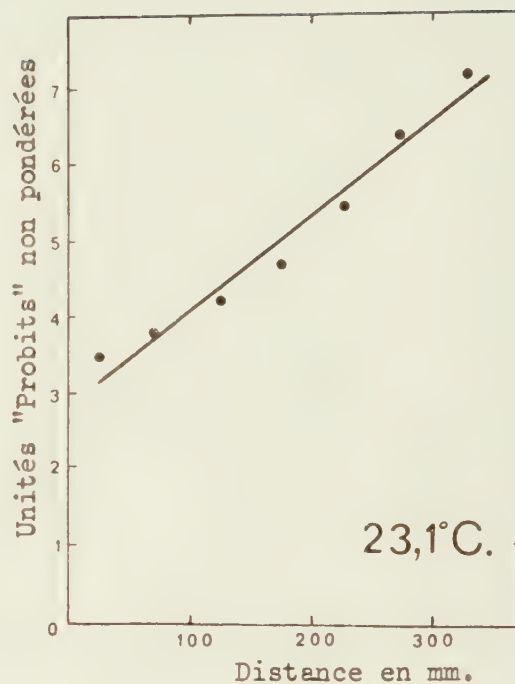
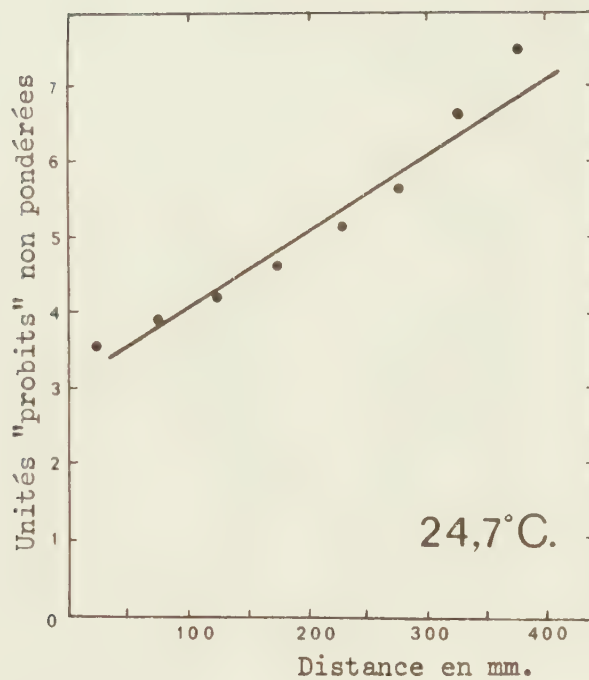
	y_{th}	y_{ex}	$(y_{ex} - y_{th})^2$	$\frac{(y_{ex} - y_{th})^2}{y_{th}}$
Modèle I				
	29,68	30,00	0,1024	0,0034
	17,18	20,66	12,1104	0,7049
	11,66	13,66	4,0000	0,3430
	8,94	8,83	0,0121	0,0013
	7,09	6,83	0,0441	0,0062
	5,93	5,00	0,8649	0,1458
	5,11	3,33	3,1329	0,6142
	4,44	2,50	3,7636	0,8476
	22,92	12,81	102,2121	4,4595
				$\chi^2 = 7,1259$
Modèle II				
	30,00	30,00	0,0000	0,0000
	20,70	20,66	0,0016	0,0000
	14,31	13,66	0,4225	0,0295
	9,87	8,83	1,0816	0,1095
	6,81	6,83	0,0004	0,0000
	4,71	5,00	0,0841	0,0178
	10,11	18,64	72,7609	7,1969
				$\chi^2 = 7,3537$
Modèle III				
	30,00	30,00	0,0000	0,0000
	16,23	20,66	19,6249	1,2091
	11,12	13,66	6,4516	0,5801
	8,46	8,83	0,1369	0,0161
	6,83	6,83	0,0000	0,0000
	5,72	5,00	0,5184	0,0906
	4,92	3,33	2,5281	0,5138
	27,38	14,31	170,8249	6,2390
				$\chi^2 = 8,6487$

Tableau 17 - Validité des modèles I, II et III pour les φ . Test du χ^2 .

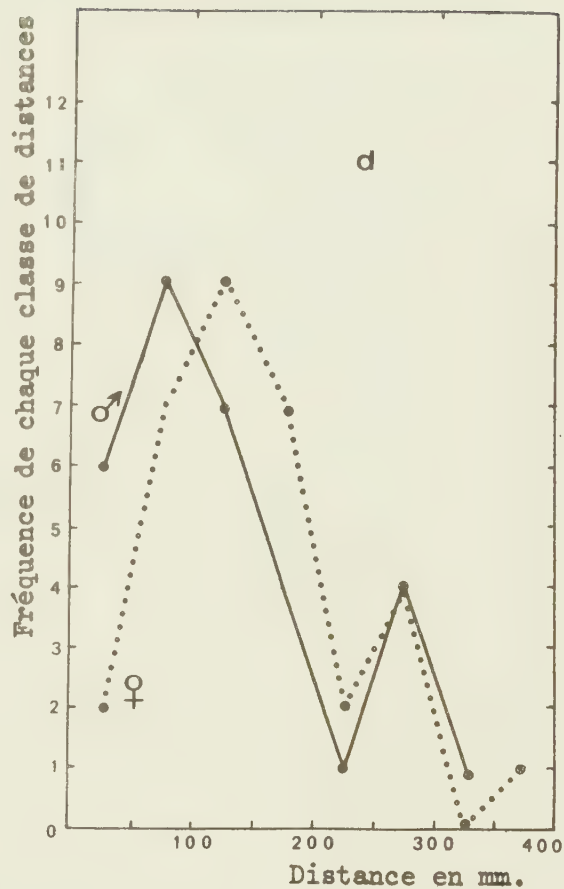
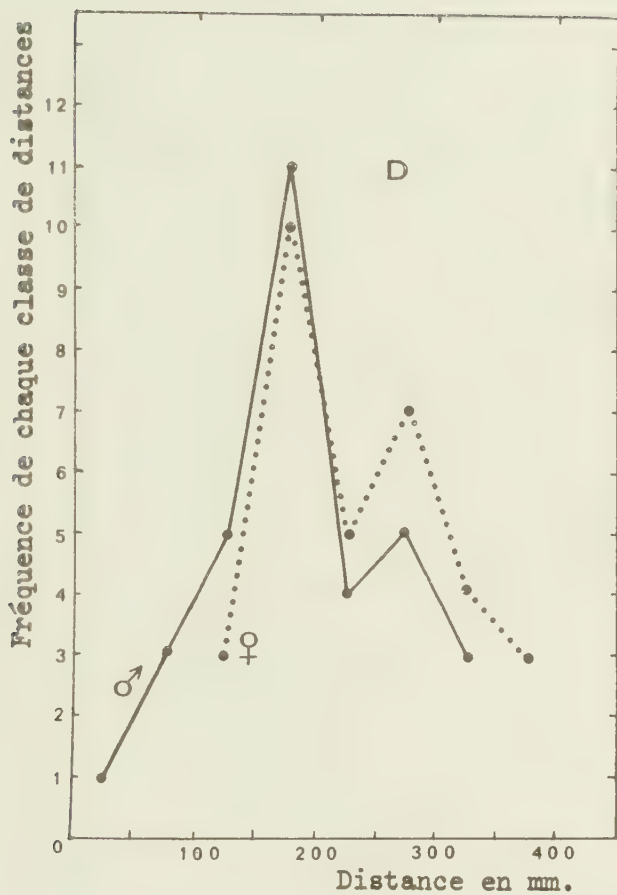
Les effectifs de certaines classes ont été groupés afin d'effectuer le test.



GRAPHIQUE 1.-Dispersion le long d'un axe. Distribution des distances parcourues selon la température et le sexe.



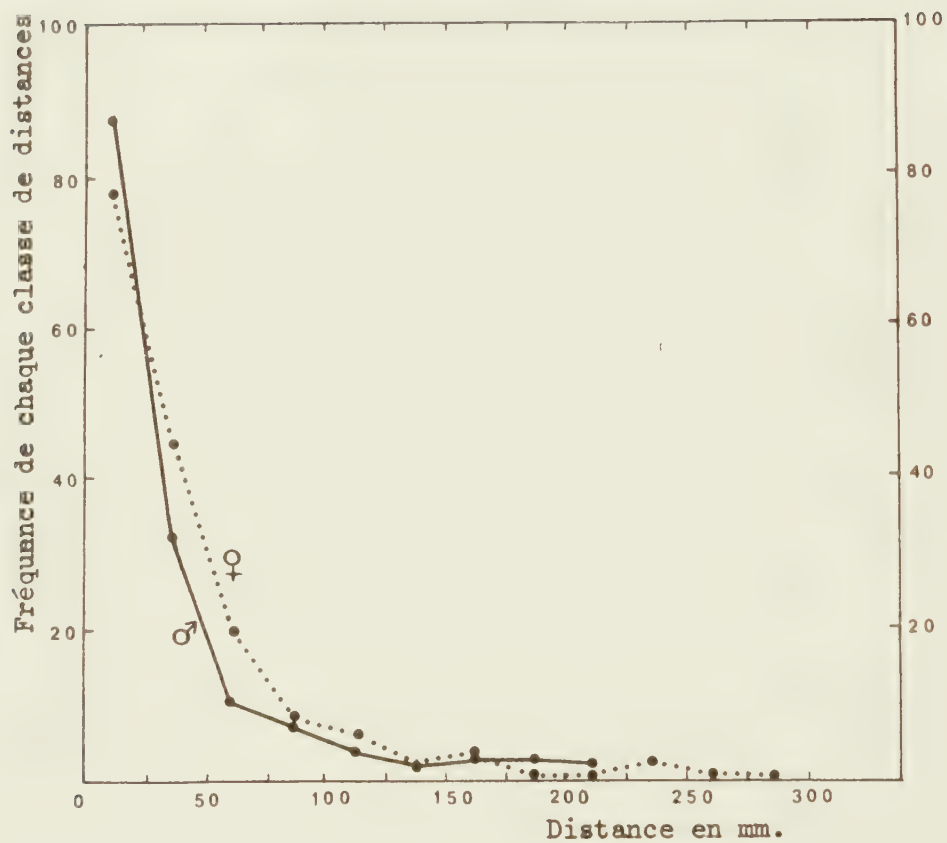
GRAPHIQUE 2. - Dispersion le long d'un axe. Transformation des fréquences relatives des distances parcourues en unités "probites" non pondérées.



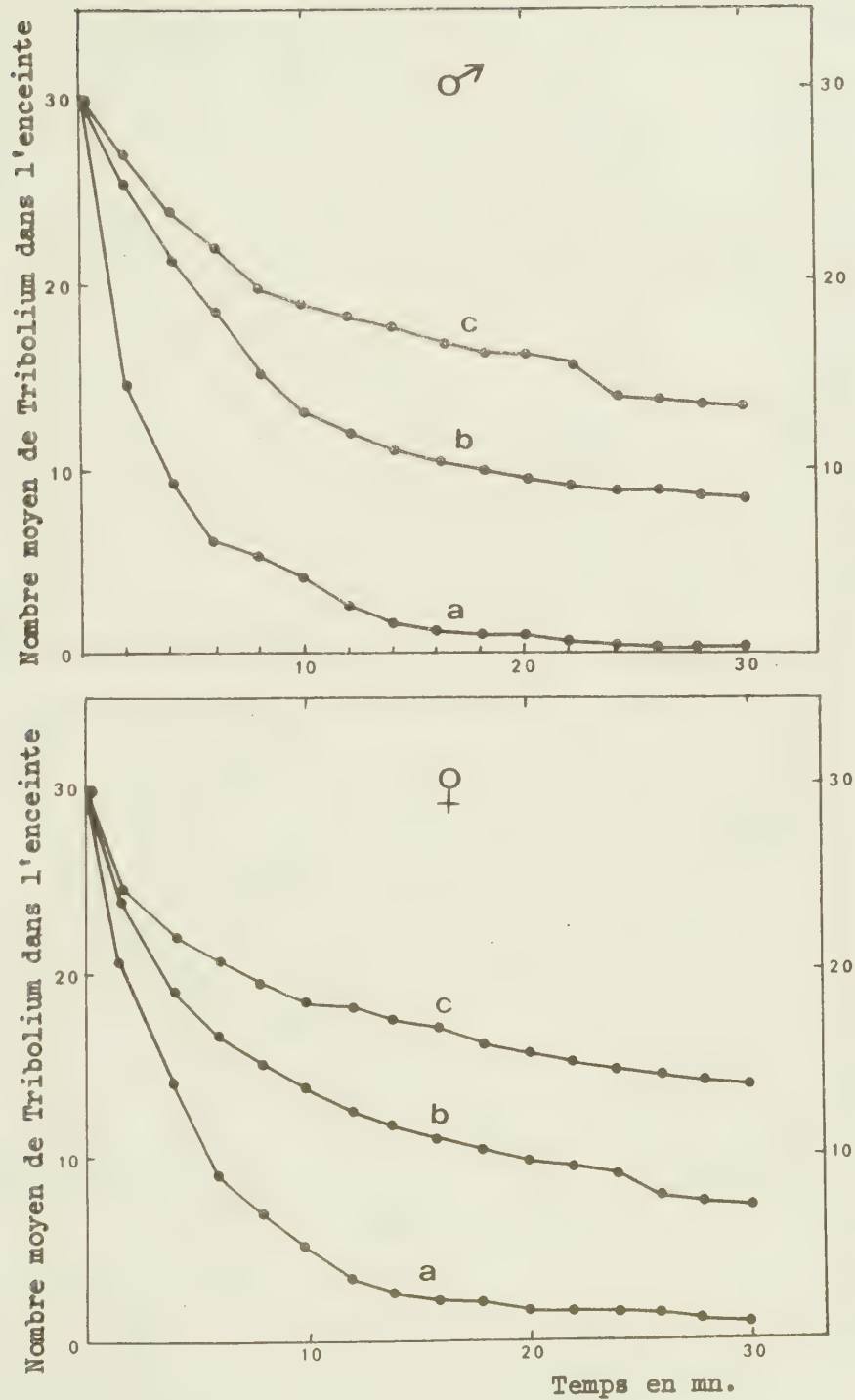
GRAPHIQUE 4.- Dispersion dans le plan. Polygones de fréquence des distances parcourues selon le sexe.

D : distance réellement parcourue

d : distance entre les points $t=0$ et $t=30s$.

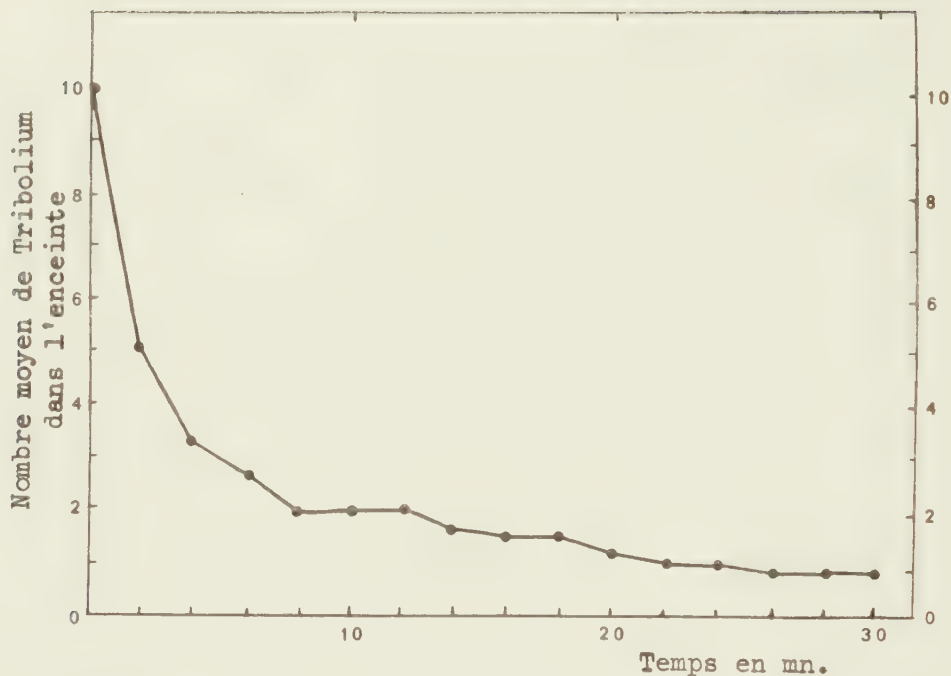


GRAPHIQUE 5.- Dispersion dans le plan. Polygones de fréquence des distances parcourues entre deux changements de direction selon le sexe.

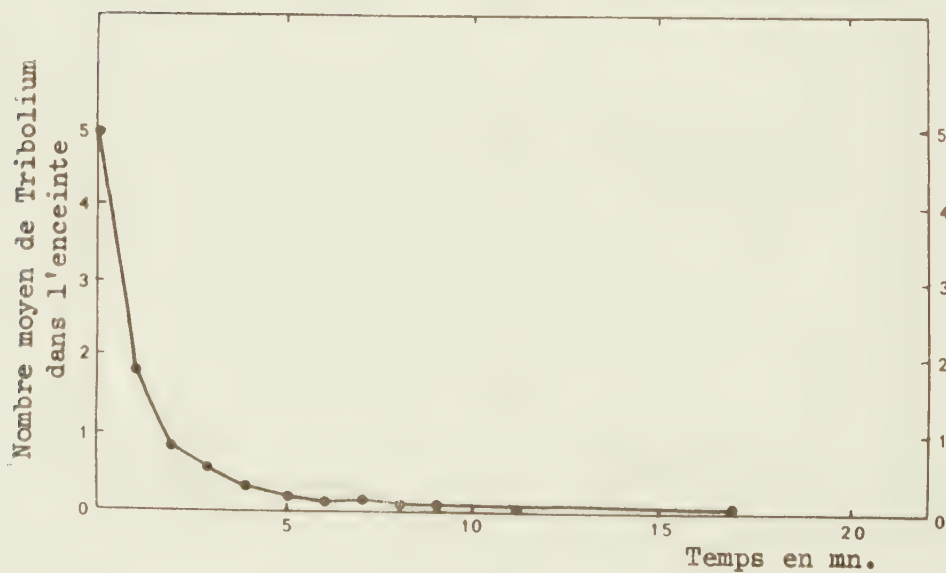


GRAPHIQUE 6. - Sortie de l'enceinte : 30 Tribolium.

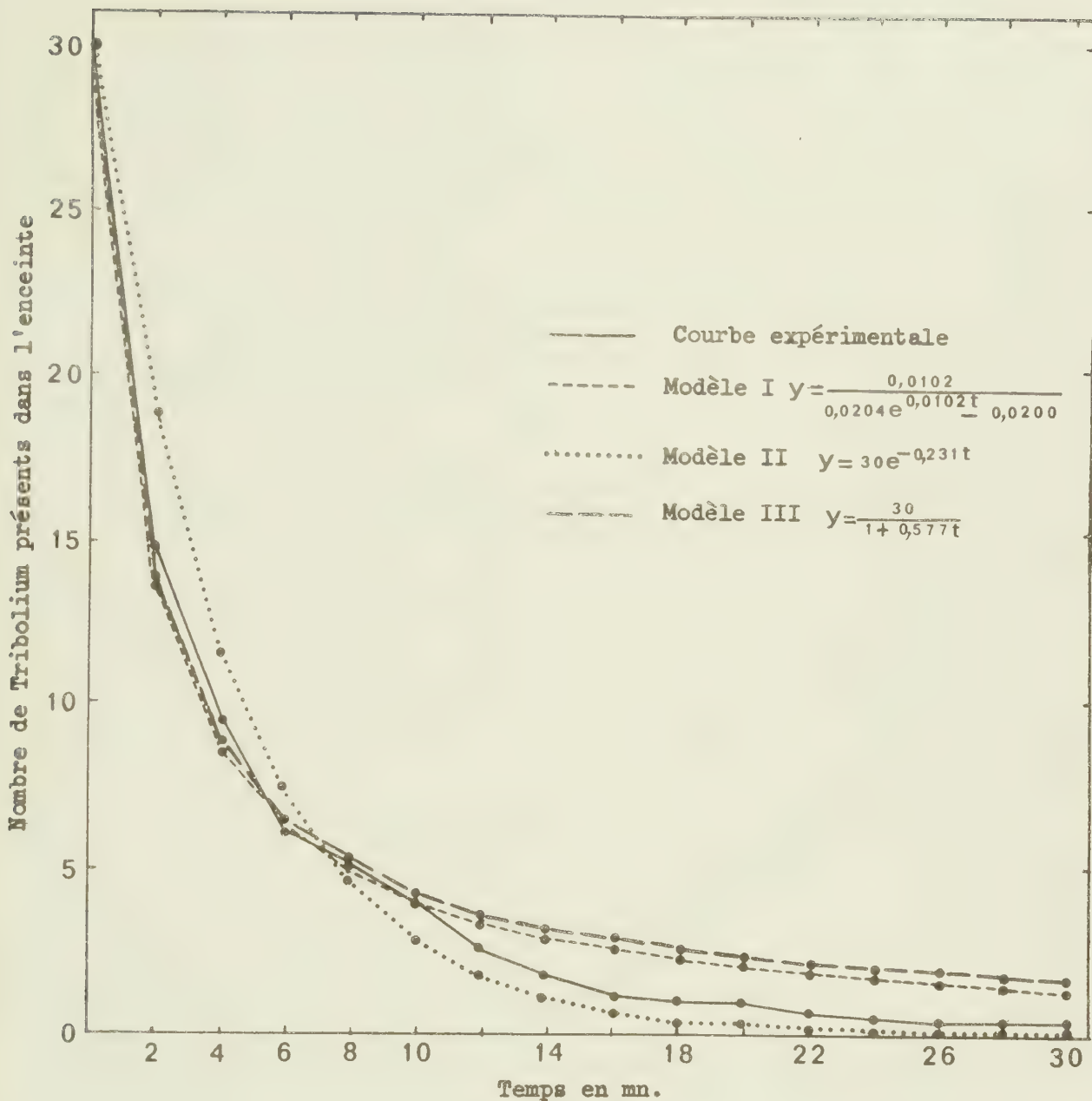
Nombre moyen d'insectes présents dans l'enceinte en fonction du temps, selon le sexe et les essais successifs (a, b, c)



GRAPHIQUE 7 .- Sortie de l'enceinte: 10 Tribolium
Nombre moyen d'insectes présents
dans l'enceinte en fonction du temps.

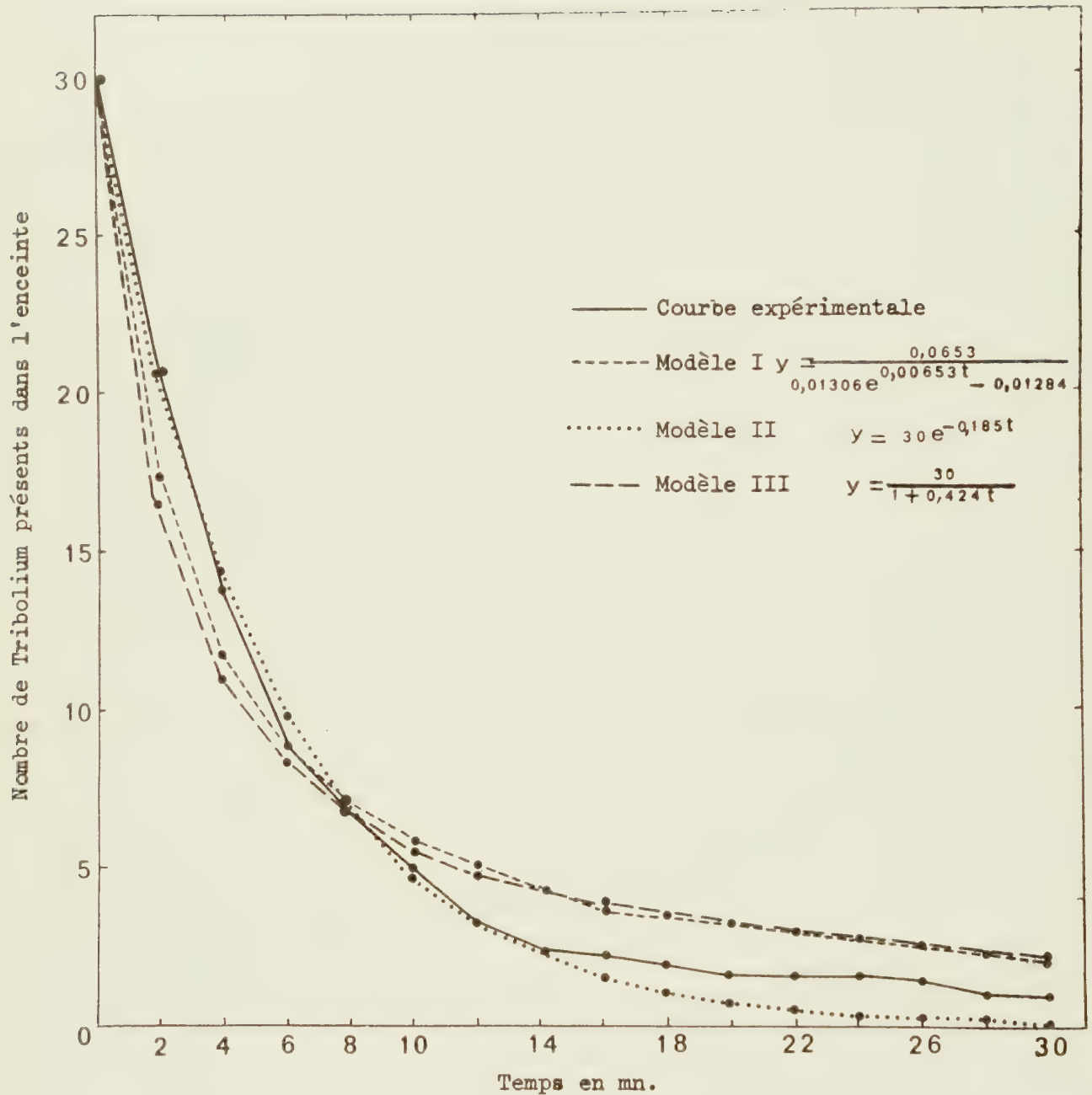


GRAPHIQUE 8 .- Sortie de l'enceinte: 5 Tribolium
Nombre moyen d'insectes présents
dans l'enceinte en fonction du temps.

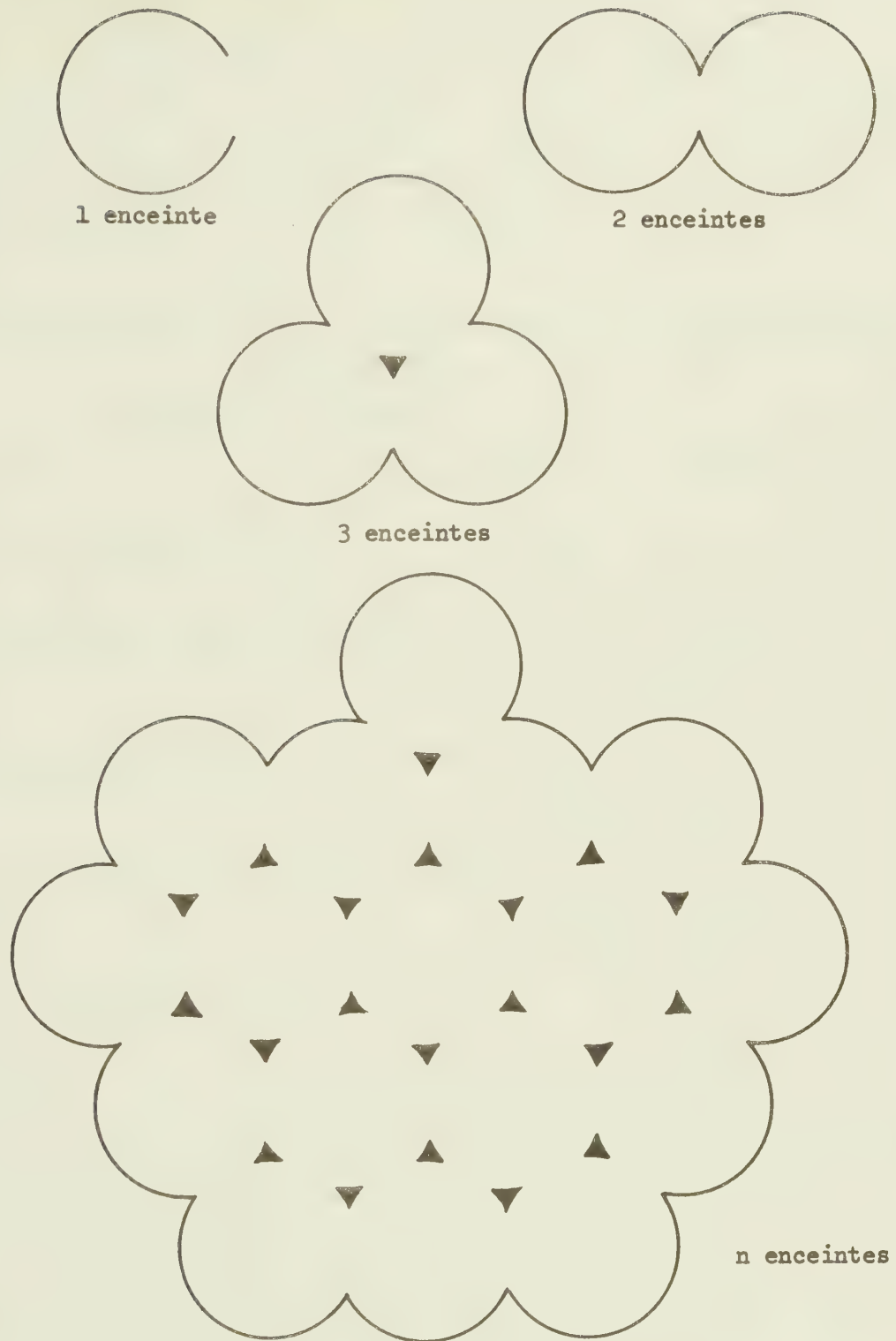


GRAPHIQUE 9.— Sortie de l'enceinte : 30 Tribolium ♂

Nombre de Tribolium dans l'enceinte en fonction du temps.
 Courbe expérimentale et courbes théoriques correspondant
 aux modèles I, II et III.



GRAPHIQUE 10.— Sortie de l'enceinte : 30 Tribolium ♀.
 Nombre de Tribolium dans l'enceinte en fonction du temps.
 Courbe expérimentale et courbes théoriques correspondant
 aux modèles I, II, et III.



GRAPHIQUE 12 .- Multiplication des enceintes, conduisant à un espace pratiquement homogène.

B I B L I O G R A P H I E

- ANDREWARTHA (H.G.) - 1961 - Introduction to the study of animal populations.
London, Methuen & C^o Ltd., 281 p.
- BERLYNE (D.E.) - 1960 - Conflict, arousal and curiosity.
New-York, Mc Graw. Hill, 350 p.
- CHAUVIN (R.) - Théories nouvelles relatives au comportement inné.
Bulletin de Psychologie, 6, 4, 5, 10, 11.
- COX (D.R.) and SMITH (W.L.) - 1957 - On the distribution of Tribolium confu-
sum in a container.
Biometrika, 44, 328-335.
- DARCHEN (R.) - 1952 - Sur l'activité exploratrice de Blattella germanica.
Z. Tierpsychol., 9, 362-372.
- DARCHEN (R.) - 1955 - Stimuli nouveaux et tendance exploratrice chez Blat-
tella germanica.
Z. Tierpsychol., 12, 1-11.
- DARCHEN (R.) - 1957 - Sur le comportement d'exploration de Blattella germa-
nica. Exploration d'un plan.
Journ. de Psychol., 54, 2, 190-205.
- DARCHEN (R.) et RICHARD (P.B.) - 1960 - Quelques recherches sur le comporte-
ment explorateur "chronique" de Blattella germanica.
J. Psychol. Norm. Pathol., 1, 77-94.
- DARCHEN (R.) - 1964 - Le Substratum inné dans le comportement de Blattella
germanica placée dans divers labyrinthes.
Behaviour, 22, 3-4, 245-281.
- FISHER (R.A.) and YATES (F.) - 1957 - Statistical tables for biological,
agricultural and medical research workers.
London, Oliver and Boyd.

- GRASSÉ (P.P.) - 1952 - Le fait social : ses critères biologiques, ses limites.
Colloques internationaux du C.N.R.S., 34, 7-17.
- HOPE (J.A.) - 1953 - A simple method for sexing the confused flour beetle.
Nature, 171, 265-266.
- KOSTITZIN (V.A.) - 1937 - Biologie mathématique.
Paris, Armand Colin.
- NAYLOR (A.F.) - 1959 - An experimental analysis of dispersal in the flour beetle, Tribolium confusum.
Ecology, 40, 453-465.
- NAYLOR (A.F.) - 1961 - Dispersal of the red flour beetle Tribolium castaneum (Tenebrionidae).
Ecology, 42, 2, 231-237.
- NEYMAN (J.), PARK (T.) and SCOTT (E.L.) - 1956 - Struggle for existence .
The Tribolium model : biological and statistical aspects.
Proceedings of the third Berkeley symposium on Math. Statist. and Prob., 4, 41-79.
- ROTH (L.M.) - 1943 - Studies on the gaseous secretions of Tribolium confusum (Duv.). II. The odoriferous glands of Tribolium confusum.
Ann. Entomol. Soc. Am., 36, 397-424.
- SURTEES (G.) - 1962 - Experimental studies on the distribution of T. castaneum in grain.
T. I. B., 5, 45.
- SURTEES (G.) - 1963 - Laboratory studies on dispersion behaviour of adult beetles in grain. III . Tribolium castaneum (Hbst.) (Coleoptera, Tenebrionidae) and Cryptolestes ferrugineus (Steph.) (Coleoptera, Cucujidae).
Bull. Entomol. Res. G.B., 54, 2, 297-307.
- VOLTERRA (V.) - 1931 - Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie.
Paris, Gauthier Villars.
- WATT (K.E.F.) - 1962 - Use of Mathematics in population ecology.
Ann. Rew. Entom., 7, 243-260.

Vu :

Les Membres du Jury,

MM. LEGAY

NIGON

CHANEL

Vu et approuvé :

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Jean BRACONNIER

Vu et accordé le permis d'imprimer :

Lyon, le 31 MARS 1965

Le Recteur,

Président du Conseil de l'Université,

P. LOUIS

